Versuch einer Analyse des negativen und des positiven Wurzelphototropismus

von

HANSJÖRG SCHNEIDER

1962

Versuch einer Analyse des negativen und des positiven Wurzelphototropismus

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

München

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

vorgelegt

von

Hansjörg Schneider

aus

Haunstetten b. Augsburg

November 1962

R. UNIV
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

1. Berichterstatter: Professor Dr. L. Brauner

2. Berichterstatter: Professor Dr. H. Merxmüller

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Dezember 1962

Fotodruck: Mikrokopie G.m.b.H. München 2, Weinstr. 4

Inhaltsverzeichnis

Seite:

I. Einleitung 1

II. Material und Methoden 5

1. Anzucht des Versuchsmaterials 5
2. Versuchsanordnungen 6
3. Messung der Lichtenergie 7
4. Registrierung und Auswertung 7
5. Weitere Arbeitsbedingungen und Methoden 9

III. Untersuchungen über den Verlauf der Krümmung ... 1o

A. Versuche an intakten Wurzeln 1o

1. Historische Versuche von Sachs und Wiesner und deren Nachprüfung 1o
2. Abhängigkeit der Krümmungsrichtung von der Wellenlänge 11
3. Abhängigkeit der positiven und der negativen Krümmung von der Lichtmenge 13
   a) Versuch bei konstanter Belichtungszeit und verschiedener Lichtintensität 13
   b) Zeitlicher Verlauf der Krümmung 14
4. D_1e Lichtwachstumsreaktionen im Blaulicht bei verschiedenen Intensitäten 15

B. Versuche mit dekapitierten Wurzeln 16

1. Phototropische Versuche mit Ultraviolett und Blaulicht 16

IV. Beeinflussung der osmotischen Zustandsgrößen durch das Licht 17

1. Saugkraft und Wasserpermeabilität der Wurzeln bei UV- und Blaubelichtung 17
2. Abhängigkeit der geotropen Krümmung von allseitiger Belichtung 2o

Seite:

V. Das Problem des Photoakzeptors 2o

A. Der natürliche Sensibilisator 2o

1. Lichtabsorption eines methanolischen Maiswurzelextrakts 2o
2. Chromatographische Trennung der lipoidlöslichen Farbstoffe 21
3. Absorptionsspektrum der gelben Hauptkomponente 22
4. Fluoreszenz in der Maiswurzel 23

B. Wirkung künstlicher Sensibilisatoren 23

1. Inversion der phototropischen Krümmung durch Fluoreszenzfarbstoffe 23
2. Versuche mit Methylenblau in Rot- und Blaulicht 24
3. In vitro-Photolyse von IES durch Trypaflavin im Blaulicht 25

VI. Wurzelwachstum und Wurzelkrümmung in Abhängigkeit vom Wuchsstoff 26

1. Das Produktionszentrum der Wachstumsregulatoren 26
2. Wurzelzylindertest bei verschiedenen Konzentrationen von IES und NES 29
3. Wurzelwachstum und phototropische Krümmung bei verschiedenen pH-Werten 3o
4. Phototropische Krümmung in UV- und Blaulicht bei IES-Zusatz 31

a) Krümmung bei Belichtung in IES-Lösung ... 31
b) Krümmungen bei IES-Vorbehandlung und nachträglicher Belichtung 32

5. Vorversuche zum Nachweis des Wurzelwuchsstoffes mit den Avena-Krümmungs- und Zylindertest 33
6. Einfluß von Blau- und UV-Licht auf den Wuchsstoffspiegel der Wurzeln 34

a) 2o-stündige Belichtung vor der Wuchsstoffbestimmung 34
b) 3,5 Stunden Belichtung der Spitzen während der Wuchsstoffabgabe 35

Seite:

7. Chromatographische Analyse des Wurzelwuchsstoffes 36

VII. Diskussion 37

VIII. Zusammenfassung 43

IX. Literaturverzeichnis 46

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546810_0052

Versuch einer Analyse des negativen und des positiven Wurzelphototropismus.

I. Einleitung

Im Gegensatz zu den phototropischen Reaktionen von Koleoptilen und Hypokotylen ist der Phototropismus der Wurzeln nur wenig untersucht worden. Genauer bekannt ist nur der negative Phototropismus der Sinapiswurzel.

Ein eigenes Erklärungsprinzip für den Wurzelphototropismus konnte wegen der sich oft widersprechenden Ergebnisse nicht gefunden werden; sein Mechanismus ist darum bisher nur auf Grund der an oberirdischen Pflanzenteilen erarbeiteten Theorien interpretiert worden.

Allgemeine Übereinstimmung herrscht über den Ort der Lichtperzeption und den phototropisch wirksamen Wellenlängenbereich. Die Beobachtungen von DU HAMEL (1758), Ch. DARWIN (188o) und BLAAUW (1918), daß nur die Wurzelspitze lichtempfindlich ist, konnte durch NAUNDORF (194o) mit genaueren Methoden bestätigt werden. MÜLLER (1876) konnte zeigen, daß die phototropische Krümmung in der wenige Millimeter über der Spitze gelegenen - am stärksten wachsenden - Zone ihren größten Wert erreicht. Daß Blaulicht und Ultraviolett phototropisch am wirksamsten sind, berichten schon WIESNER (1879) und GUILEMAIN (1858). Diese Beobachtung konnte von neueren Autoren wie NAUNDORF (194o), PILET (1952) und KOHLBECKER (1957) bestätigt werden. Genauere Wirkungsspektren sind jedoch nur für Sinapiswurzeln bekannt (KOHLBECKER 1957).

Da Blaulicht die stärksten phototropischen Krümmungen hervorruft, könnten nach GALSTON (1958) die gelben - Blaulicht absorbierenden - Pflanzenfarbstoffe wie Karotinoide, Riboflavin, Vitamin K, Folsäure und Flavonnoide als Photoakzeptoren wirken. Die Versuche von BRAUNER (1953) und REINERT (1953) lassen es jedoch fraglich erscheinen, ob Karotinoide als Photoakzeptoren wirken, wenn die phototropische Krümmung von einer Wuchsstoffinaktivierung durch Farbstoffe abhängt; und die Versuche von ASOMANING und GALSTON (1961) geben keinen Anhaltspunkt für das Vorkommen e i n e s spezifischen Photoakzeptors. Möglicherweise sind mehrere Farbstoffe gleichzeitig beteiligt. Die chemisch-physikalische Energieübertragung vom Farbstoff auf das reagierende System ist noch keineswegs erforscht.

Aufschluß über das phototropische Verhalten sollte auch der Verlauf der Lichtwachstumsreaktion geben, wenn auch verschiedentlich Bedenken gegen einen unmittelbaren Zusammenhang erhoben worden sind (MOHR 1961). Der Einfluß symetrischer Beleuchtung wurde meist parallel zu den phototropischen Versuchen ausgeführt, und die Mehrzahl der Autoren ist sich darin einig, daß das Wurzelwachstum im Licht gehemmt wird, gleichgültig, ob die Wurzel bei einseitiger Belichtung positiv oder negativ phototropisch reagiert. (Untersuchungen von SACHS (1865), Fr. DARWIN (1882), MÜLLER (1876), BLAAUW (1918), KNY (19o2), ILTIS (19o3), PROBST (1927), SEGELITZ (1938), KOHLBECKER (1957) und anderen.) Doch wurde von einigen Forschern auch eine Wachstumsförderung im Licht festgestellt (KNY 19o2, FELBER-PISK 1931, NAUNDORF 194o, STEINKE 194o, PILET 1953). Keine Lichtwachstumsreaktionen ließ sich an Wurzeln beobachten, die allgemein als aphototropisch gelten (z.B. BLAAUW (1918) bei Rhaphanus- und Lepidiumwurzeln, KNY (19o2) bei Wurzeln von Vicia faba).

Schon früh wurde versucht eine Erklärung für die erhaltenen Ergebnisse zu finden. Meist diente die Lichtwachstumsreaktion

als Grundlage für diese Erklärungsversuche und erst seit der Entdeckung des Auxins (WENT 1928, KÖGEL 1928) wurde die photochemische Wirkung des Lichtes in die Theorie einbezogen.

DE CANDOLLE (1832) führt die phototropische Reaktion auf einseitiges Etiolement zurück; dies könnte aber nur den positiven Phototropismus erklären, wenn man nicht die Linsentheorie von BLAAUW zu Hilfe nimmt. Dieser erklärt die negative Krümmung bei Wurzeln mit einer, durch ihren zylindrischen Bau bedingten Lichtkonzentration auf der der Lichtquelle abgewandten Seite, was bei durchsichtigeren Wurzeln durchaus der Fall sein könnte.

In neueren Arbeiten wird nun versucht in die an Sprossen erarbeiteten Theorien auch das Verhalten der Wurzeln mit einzubeziehen. Der Anstoß zu solchen Arbeiten wurde vor allem durch CHOLODNY (1928, 1929) gegeben. Wie bei Koleoptilen und Hypokotylen werden nunmehr auch die phototropischen Krümmungen der Wurzeln auf Wuchsstoffzerstörung, Wuchsstoffneubildung und Wuchsstoffquerverschiebung zurückgeführt.

Allgemein wird angenommen, daß der natürliche Wuchsstoffspiegel in Wurzeln überoptimal ist und dadurch das Wachstum gehemmt wird. Bei einseitiger Beleuchtung soll dann durch Wuchsstoffzerstörung auf der dem Licht zugewandten Seite die Hemmung aufgehoben werden: Die Wurzel muß sich demnach von der Lichtquelle wegkrümmen. Diese Anschauung vertritt auch PILET (1952). Da er jedoch bei jungen Wurzeln positiven Phototropismus beobachtet, vermutet er, daß der Wuchsstoffgehalt in jungen Wurzeln noch unteroptimal sei. Durch einseitige Belichtung verringert sich auch hier der Wuchsstoffgehalt der Lichtflanke, was jedoch in diesem Fall eine Hemmung dieser Seite hervorruft. Für diese Vorstellung spricht, daß bei Zugabe von synthetischer Indolessigsäure auch die junge Wurzel negativ phototropisch reagiert.

NAUNDORF (194o) berichtet von einer Mehrproduktion von Wuchsstoff im Licht. Die gleiche Erfahrung machte SEGELITZ (1938). Er fand jedoch im Gegensatz zu NAUNDORF, der eine Wachstumsförderung der Lichtflanke beobachtet, eine Hemmung der belichteten Wurzel. In NAUNDORFs Versuchen muß die endogene Wuchsstoffkonzentration demnach unteroptimal gewesen sein, da bei Wuchsstoffneubildung noch eine Förderung auftreten konnte. Dafür spricht auch, daß es NAUNDORF durch Zugabe von synthetischer IES gelang, an Helianthus-Wurzeln positive Krümmungen hervorzurufen. Offensichtlich führt nunmehr Wuchsstoffneuproduktion zu einer Hemmung der Lichtflanke.

Es mag vielleicht überraschen, daß Wurzeln auch positiv phototropisch reagieren können, da tropistische Bewegungen im allgemeinen zu einer zweckmäßigen Orientierung der Pflanze führen. In der älteren Literatur findet man des öfteren Angaben über das Vorkommen von positivem Wurzelphototropismus: DURAND (1846), HOFMEISTER (186o) und WIESNER (1879) haben bei Wurzeln Allium cepa bzw. - sativa positiven Phototropismus beobachtet; ebenso SACHS (1874) bei Zea mays und (1865) bei Vicia faba und verschiedenen anderen Wurzeln. Diese Angaben werden jedoch aus methodischen Gründen von DU BUY und NUERNBERGK (1935) angezweifelt. SCHAEFER (1911) und HUBERT und FUNKE (1937), die insgesamt einige hundert Wurzeln auf ihre phototropische Reaktionsfähigkeit untersuchten, stellten bei nur etwa 3-4 % des untersuchten Materials eine positive Reaktion fest. (Ungefähr 5o % reagierten negativ, der Rest war indifferent). Wurzeln von Sinapis und Raphanus sollen sich nach LINSBAUER und VOUK (19o9) in schwachem Licht der Lichtquelle zuwenden. Anscheinend stellte KOHLBECKER (1957) in Rotlicht einen größeren Prozentsatz positiver Reaktionen fest. BRUMFIELD (1955) findet bei Wurzeln von Phleum pratense eine positive Primärreaktion; da er jedoch mit sehr kurzwelligem Ultraviolett arbeitete, geht diese möglicherweise nicht nur auf einen Auxinabbau, sondern auf eine Schädigung von Plasmabestandteilen zurück.

In neuerer Zeit ist es des öfteren gelungen positive Krümmungen bei Wurzeln zu induzieren: NAUNDORF, wie schon erwähnt, mit IES, STEINKE (1940) und ZIEGLER (1950/51) mit Fluoreszenzfarbstoffen und Änderung des Brechungsindexes der Kulturflüssigkeit.

Das Ziel vorliegender Arbeit sollte es nun sein, an einer geeigneten Wurzel die Bedingungen für negativen und positiven Phototropismus zu untersuchen und möglicherweise vorhandene Beziehungen zwischen den beiden Reaktionsarten aufzuklären.

II. Material und Methoden

1. Anzucht des Versuchsmaterials

Die Hauptversuche wurden durchweg mit Wurzeln von Zea mays der Handelssorte Prior ausgeführt; zu Vergleichszwecken dienten Badischer Landmais und eine Sorte der Saatzuchtanstalt "Moreau". Diese Sorten zeigten das gleiche physiologische Verhalten wie die erstgenannte. Für einige kleinere Vorversuche wurden verschiedene Samen unbekannter Herkunft verwendet.

Die Maiskörner, die von den Bezugsfirmen schon gegen Fäulnis präpariert waren, wurden 24 Stunden bei Zimmertemperatur in Leitungswasser eingeweicht und dann bei 28 Grad Celsius in Petrischalen von 15 cm Durchmesser, die mit feuchtem Filterpapier ausgelegt waren, im Brutschrank 24 Stunden vorgekeimt. Die meisten Körner hatten nach dieser Zeit eine etwa 0,5 cm lange Wurzel. Um gerade gewachsene Wurzeln zu erhalten, wurde in 7 cm hohen, 24 cm weiten Tonschalen, die mit feinem, gut durchfeuchtetem Quarzsand beschickt waren, mit einem Draht Löcher von 1,5 mm Weite eingestochen, in die die angekeimten Wurzeln gesteckt wurden. Nach weiteren 18-24 Stun-

den im Brutschrank hatten die Wurzeln eine Länge von ungefähr 4 cm erreicht und konnten dann zum Versuch verwendet werden.

Avenakoleoptilen, die für Wuchsstoffanalysen dienen sollten, wurden in feuchtem Sägemehl herangezogen. Zur Verwendung kam Siegeshafer und in manchen Fällen auch der sehr ähnlich reagierende "Flämings Gold" Hafer. Nach 3,5 bis 4 Tagen im Brutschrank bei 24 Grad Celsius und täglicher o,5-stündiger Rotbeleuchtung hatten die Koleoptilen eine Länge von etwa 2,5 cm erreicht, die für die Versuche am günstigsten war.

2. Versuchsanordnungen

Die meisten Krümmungsversuche wurden in Küvetten von 21 cm Länge, 3 cm Breite und 7 cm Höhe ausgeführt. Sie bestanden aus einem 1 cm dicken Plexiglasrahmen (Boden und Schmalseiten) in den an beiden Breitseiten Scheiben aus 2,5 mm starkem "Sanaluxglas" eingesetzt waren. Sanaluxglas ist für UV bis etwa 28o mμ durchlässig. (Abbildung 1 zeigt die Durchlässigkeit von Sanaluxglas im Vergleich mit Plexi- und Fensterglas).

Als Kulturflüssigkeit wurde 1/4 konzentrierte Knopsche Nährlösung verwendet. Die Temperatur im Arbeitsraum betrug 24-26°C.

Zur Befestigung der Versuchspflanzen in den Küvetten diente eine V-förmige Halterung. (Abb. 2) Um die Wurzel völlig senkrecht einstellen zu können und um sie in dieser Lage zu fixieren, wurden die Körner mit Watte umhüllt.

Da Glühbirnen zu wenig UV und zu viel langwellige Strahlung liefern, wurde mit Leuchtstofflampen gearbeitet. Diese waren zu je zweien in einem Aggregat vereinigt, vor dem zum Abfangen von störendem Streulicht, senkrecht zur Röhrenachse in 2 cm Abstand, schwarze Platten als Lichtschirme aufgestellt waren. Diese Einrichtung gab die Gewähr, daß der Streuwinkel

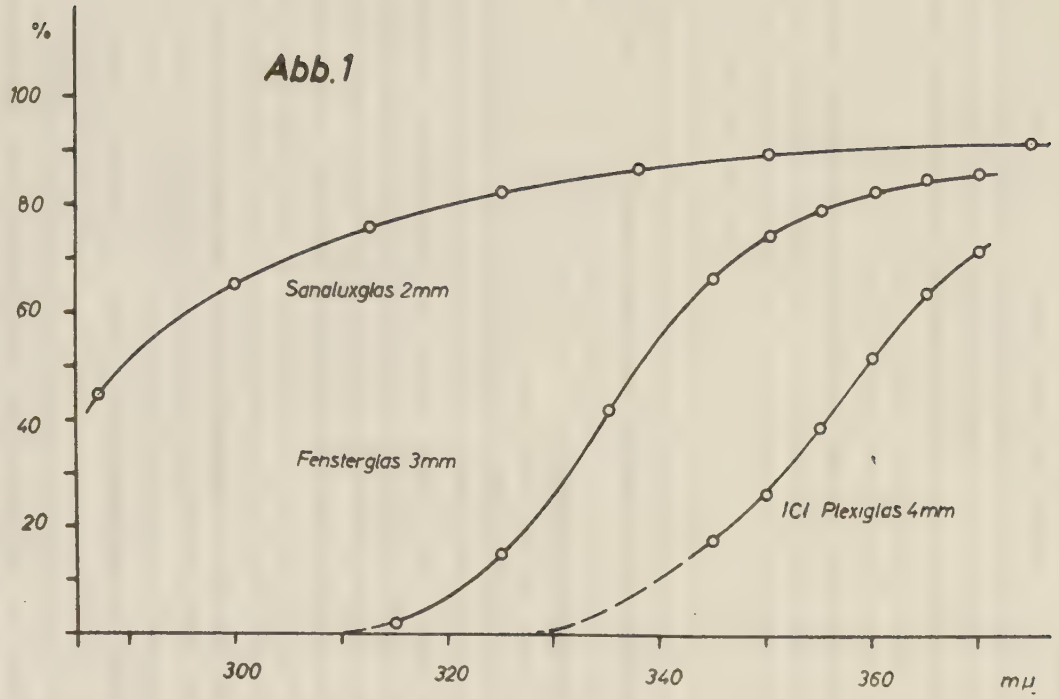


Abb. 1: Lichtdurchlässigkeit verschiedener Gläser.
Abszisse: Wellenlänge in mμ
Ordinate: Durchlässigkeit in %

relativ klein und auch bei größerem Lampenabstand gleich blieb (vergl. Abb. 3). Die ganze Anlage war mattschwarz gestrichen. Vor den Leuchtstofflampen aufgestellte Scheiben aus Sanaluxglas verhinderten eine zu starke Wärmestrahlung.

Zur Verwendung kamen Leuchtstofflampen der Firma Philips (blau: TL 4o W 18, weiß: TL 4o W 34, und UV: TL 4o W 5), deren Strahlung nach den Erfordernissen der Versuche durch Schottfilter eingeengt wurde.

UV	UG 2	Max. rd.	36o mμ	Gelb	GG11	Durchlässigkeitsgrenze
Blau	BG 28	Max. rd.	44o mμ			bei rd. 6oo mμ
Grün	Vg 8	Max. rd.	54o mμ	Rot	Rg 1	Durchlässigkeitsgrenze bei rd. 72o mμ

In manchen Versuchen wurden diese Schottfilter durch andere Farbgläser oder auch Farbstofflösungen ersetzt.

3. Messung der Lichtenergie

Da eine Photozelle für Vergleichsmessungen von farbigem Licht wegen ihrer spektralen Empfindlichkeit unbrauchbar ist (vgl. NUERNBERGK und DU BUY 193o), wurden zur Messung der Lichtenergie Thermosäule und Galvanometer verwendet. Die beiden Instrumente (Mollsche Großflächenthermosäule Type E1 Fa. Kipp, Delft-Holland und Multiflex-Galvanometer Type MGF 0 Fa. Dr. B. Lange) waren aufeinander geeicht und standen vor jeder Messung 24 Stunden im Versuchsraum, da Temperaturunterschiede zu Messfehlern führen. loo Skalenteile entsprachen bei der empfindlichsten Einstellung des Galvanometers 16 5oo erg/cm^2.sec.

4. Registrierung und Auswertung

Die Krümmungen der Wurzeln wurden zur Auswertung entweder zeichnerisch oder photographisch registriert. Die photographische Methode wurde nur angewendet, wenn während des Versuchs

der Verlauf der Krümmung gemessen werden sollte. In die Küvette wurde dann statt der V-förmigen Halterung ein Einsatz eingebaut, der es ermöglichte die Wurzeln 9o Grad um ihre Achse zu drehen, sodaß die Krümmungsebene nunmehr parallel zur Breitseite der Küvetten zu liegen kam (vgl. Abb. 4). Die Reizbelichtung wurde kurz unterbrochen um auf Photopapier ein Schattenbild aller Versuchspflanzen entwerfen zu können. Für die Aufnahmen wurden die Wurzeln etwa 1/2 Sekunde aus 2 Meter Entfernung mit einer 6o W Glühbirne belichtet. Auf dem entwickelten Papier zeichneten sich dann die weißen Bilder der Wurzeln deutlich vom schwarzen Hintergrund ab.

Wenn nur das Endstadium registriert werden sollte, wurden die Krümmungsbilder mit dem auf Abb. 5 dargestellten Apparat aufgezeichnet. Die Wurzeln wurden vor einer gelben Lampe befestigt, die mit Hilfe einer dazwischengeschalteten Linse die Schattenbilder der Wurzeln in 2-3 facher Vergrößerung über einen Spiegel auf die horizontale Zeichenfläche projizierte. Dabei war darauf zu achten, daß die Pflanzen in derselben Lage, die sie in der Küvette inne hatten, befestigt waren.

Als Krümmungsmaß galt der Winkel zwischen den Tangenten, die an den Spitzenteil und an die Basis der Wurzelbilder gelegt wurden. Der Winkel wurde auf einen Grad genau abgelesen.

Zur statistischen Sicherung der Messergebnisse wurde der mittlere Fehler σ des jeweiligen arithmetischen Mittelwerts nach der Formel $\sigma = \sqrt{\sum d^2/n(n-1)}$ berechnet; der mittlere Fehler von Differenzen zweier Mittelwerte ergab sich aus der Formel:

$$F = \sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_2^2}$$

Abb. 3

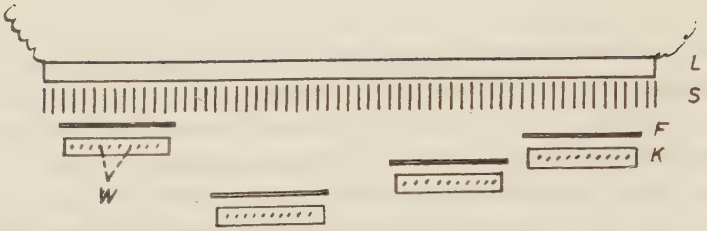


Abb. 3: Versuchsanordnung: L = Leuchtstofflampe
S = Lichtschirme
F = Farbfilter
K = Küvette
W = Wurzel
Maßstab 1:1o

Abb. 2

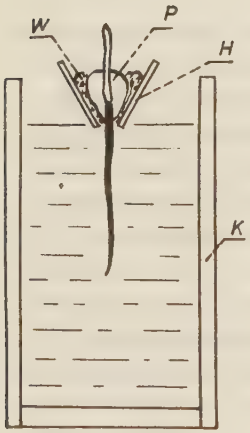
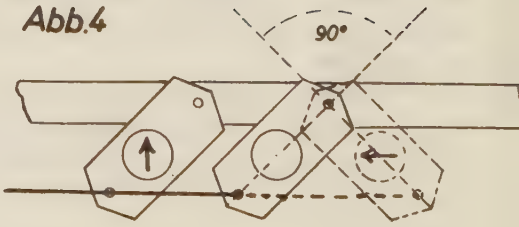


Abb. 2: Befestigung der Pflanzen in den Küvetten
H = V-förmige Halterung
P = Pflanze
W = Watte
K = Küvette

Abb.4



4: Vorrichtung zum Schwenken der Wurzeln um 9o°.
↑ = Öffnung zur Aufnahme der Pflanzen.

5. Weitere Arbeitsbedingungen und Methoden

Für Wuchsstoffbioteste wurden Wurzel- und Koleoptilzylinder von 7 mm Länge verwendet. Bei Wurzeln wurde der Zylinder 1 mm und bei Koleoptilen 3 mm unterhalb der Spitze herausgeschnitten. Für diesen Zweck diente ein justierbares Schneidegerät, mit dem sich Stücke von sehr konstanter Länge gewinnen ließen. Der Zuwachs der Zylinder am Ende des Versuchs wurde unter dem Messmikroskop ermittelt. Ein Skalenteil entsprach 26,5 µ.

Glukoseagar für Wuchsstoffextraktion aus Wurzeln wurde in Anlehnung an BOYSEN-JENSEN (1933) hergestellt. Er enthielt 3 g Agar und 10 g Glukose in 100 Millilitern Knopscher Nährlösung. Der Agar wurde auf eine ebene Glasplatte, die mit einem Rand versehen war, bis zur Erreichung der gewünschten Schichtdicke ausgegossen und nach dem Erkalten in entsprechende Blöcke geschnitten.

Für kolorimetrische IES-Bestimmungen wurde das Salkowski-Reagenz benützt (50 ml 35 % Perchlorsäure und 0,5 ml 0,5 M Eisen-III-chlorid). Die zu prüfende IES-Lösung wurde mit der doppelten Menge Reagenz versetzt und die Extinktion 25 Minuten später bei 530 mµ im Beckman-Spektralphotometer gemessen.

Chromatographische Trennungen wurden stets aufsteigend auf Schleicher u. Schüll-Papier (2043 b) vorgenommen. Für die Trennung lipoidlöslicher Farbstoffe war folgendes Laufmittelgemisch günstig: Benzin: Benzol: Chloroform: Isopropanol: Aceton (50:35:10:0,17:0,5) für die von Wuchsstoffen: Isopropanol:Ammoniak:Wasser (8:1:1) (vergl. LINSKENS 1960).

Für manche Zwecke mußte das Papier vor Gebrauch 12 Stunden in fliessendem, destilliertem Wasser gewaschen werden.

Als Chromatographiergefäße dienten etwa 40 cm hohe und 12 cm weite Präparatengläser mit eingeschliffenem Deckel.

Von den hier angegebenen Methoden abweichende Versuchsbedingungen werden bei den jeweiligen Versuchen beschrieben.

III. Untersuchungen über den Verlauf der Krümmung

A. Versuche an intakten Wurzeln

1. Historische Versuche von SACHS und WIESNER und deren Nachprüfung.

Trotz der Angaben von HUBERT und FUNKE (1937) und von SCHAEFER (1911) war es nicht leicht, Wurzeln von genügender Dicke und Festigkeit zu finden, die bei Belichtung eindeutige positive oder negative phototropische Reaktionen ausführten. Bei der Durchsicht der Arbeiten älterer Pflanzenphysiologen (SACHS 1874 und WIESNER 1879) fanden sich immerhin auch für unseren Zweck brauchbare Objekte; sie verhielten sich jedoch in den Versuchen der beiden Forscher überraschenderweise verschieden: WIESNER beschreibt die Wurzeln von Zea mays, Vicia faba und Phaseolus multiflorus als leicht negativ phototropisch; SACHS (1865 und 1874) hingegen findet bei denselben Wurzeln positiven Phototropismus.

Es wurde nun versucht die Ursachen dieses Widerspruchs zu finden. Sie lagen offensichtlich in den unterschiedlichen Belichtungsbedingungen; wurden diese nämlich genau rekonstruiert, so gelangte man zu denselben gegensinnigen Ergebnissen. SACHS benutzte Tageslicht, WIESNER dagegen eine leuchtende Gasflamme als Lichtquelle.

Bei den zur Nachprüfung mit Maiswurzeln ausgeführten Versuchen standen die an den Schmalseiten und der Rückwand mit schwarzem Papier abgedunkelten Küvetten entweder am Fenster oder - mit Glasplatten gegen Wärme abgeschirmt - vor einer leuchtenden Bunsenflamme. Wurzeln von Zea mays reagierten in der Tat bei Tageslicht positiv und bei Gaslicht negativ. Da sich Tages- und Gaslicht jedoch schlecht für die Einstellung definierter Versuchsbedingungen eignen, wurden in allen folgenden Versuchen Leuchtstofflampen mit Farbfiltern verwendet.

2. Abhängigkeit der Krümmungsrichtung von der Wellenlänge

Die oben beschriebenen Versuche wurden nun weiter ausgebaut, um die Abhängigkeit der Krümmung von der Lichtfarbe zu prüfen, da nach den Versuchen von SACHS und WIESNER die Vermutung nahe lag, daß für die andersartige Reaktion im Tageslicht außer seiner größeren Intensität auch sein größerer Gehalt an kürzerwelliger Strahlung verantwortlich sein könnte.

Es wurde im sichtbaren Bereich mit Weißlichtlampen (TL 4o W 34) und den Schottfiltern BG 28 (blau), VG 8 (grün), GG 11 (gelb) und RG 1 (rot) und im Ultraviolett mit UV-Lampen (TL 4o W 5) und UG 2 gearbeitet. Im Spektrum der UV-Lampen ist noch ein kleiner Anteil sichtbaren Lichts enthalten, der jedoch das Reaktionsverhalten der Wurzeln nicht beeinflußte. Bei Versuchen, die eine größere Beleuchtungsfläche erforderten, konnte daher unbedenklich ohne UV-Filter gearbeitet werden.

Durch Variierung des Küvettenabstandes von den Lampen wurde erreicht, daß die Wurzeln in allen Wellenlängenbereichen mit derselben Energie angeleuchtet wurden. Die Beleuchtungsstärke betrug bei jeder Lichtfarbe 83o erg/cm^2.sec.

In Tabelle 1 sind die Ergebnisse eingetragen. In jeder Lichtfarbe wurden mindestens 6o Wurzeln getestet.

Tabelle 1: Abhängigkeit der Krümmung von der Lichtfarbe.
Beleuchtungsstärke 830 erg/cm^2.sec
Versuchsdauer 20 Stunden

Lichtfarbe	Krümmungswinkel in Graden
UV	+ 13,0 ± 2,6
Blau	- 15,6 ± 2,2
Grün	- 15,6 ± 4,9
Gelb	- 5,6 ± 3,8
Rot	- 8,8 ± 3,2

Trotz der verhältnismäßig geringen Selektivität der verwendeten Filter, läßt sich aus der Tabelle deutlich erkennen, daß eine positiv phototropische Reaktion nur im UV-Bereich auftritt und daß die negative Krümmung im Blau- (- 15,6 ± 2,2°) und Grünlicht (- 15,6 ± 4,9°) am größten ist. Dabei ist zu berücksichtigen, daß das Grünfilter noch verhältnismäßig viel Blaulicht durchläßt. Die Krümmungswerte im Rotlicht (- 8,8 ± 3,6°) dürften etwas zu hoch sein, da in späteren Vergleichsversuchen der Effekt wesentlich geringer war.

In den beschriebenen Versuchen mußte, um noch gut meßbare Krümmungen zu erhalten, stets mit relativ langer Belichtungszeit gearbeitet werden (20 Stunden), während PILET (1952) bei Lens culinaris Wurzeln, die nach SCHAEFER (1911) und STEINKE (194c und eigenen Versuchen aphototropisch sein sollten, schon bei 20-minütiger Belichtung deutliche Reaktionen fand.

An Sinapis- und Helianthus-Wurzeln konnten wir auch im UV-Licht nur negativen Phototropismus beobachten.

Von der Reaktion im UV abgesehen, ist das Wirkungsspektrum für Maiswurzeln wohl dem sehr ähnlich, das KOHLBECKER (1957) für Sinapiswurzeln angibt.

3. Abhängigkeit der positiven und der negativen Krümmung von der Lichtmenge.

a) Versuche bei konstanter Belichtungszeit und verschiedener Lichtintensität.

LINSBAUER und VOUK (1909) beobachteten bei sehr niedrigen Lichtintensitäten eine Umkehr der Krümmungsrichtung, und so war es nicht ausgeschlossen, daß sich die beiden Reaktionen der Maiswurzel bereits durch Intensitätsänderungen ineinander überführen ließen. Zur Prüfung dieser Möglichkeit wurde die Abhängigkeit der Krümmung von der Lichtintensität untersucht. Zur Vereinfachung wurden nur noch die Reaktionen in Blau- und UV-Licht - den beiden extrem antagonistisch wirkenden Wellenbereichen - geprüft. Als Versuchsdauer wurden wieder 20 Stunden gewählt und die verschiedenen Intensitäten durch Variieren des Abstandes eingestellt. Im UV-Licht wurde ohne Filter mit den Lampen TL 40 W 5 gearbeitet und das Blaulicht mit Weißlichtlampen TL 40 W 34 und blauem, dem Schottfilter BG 28 ähnlichem, Farbglas hergestellt. Jeder Kurvenpunkt gibt den Mittelwert aus etwa 60 Einzelversuchen.

Die Abbildung 6 zeigt die bei UV- und Blaulicht erhaltenen Krümmungswinkel als Funktion der Lichtintensität.

Überraschend war, daß keine der beiden Kurven bis hinunter zur kleinsten Intensität eine Veränderung der Krümmungsrichtung erkennen ließ; daß also bei steigender Intensität kein Übergang von der einen nach der anderen Krümmungsrichtung auftrat. Nur bei einigen Wurzeln, die etwa drei Tage in Leitungswasser mit 2500 erg/cm^2.sec. UV-Licht angeleuchtet worden waren, konnte nach rund zwei Tagen eine Umkehr der Krümmungsrichtung beachtet werden, die zu einer Hakenbildung der Wurzel führte. Die Wurzeln waren zu diesem Zeitpunkt auffällig spröde und brachen leicht.

Abb.5

Abb. 5: Schema des Zeichengerätes zum Registrieren der Wurzelkrümmung

L = Lampe
P = Pflanze
V = Linse
S = Spiegel
G = Glasscheibe zur Auflage des Transparentpapieres
B = Blende

Abb.6

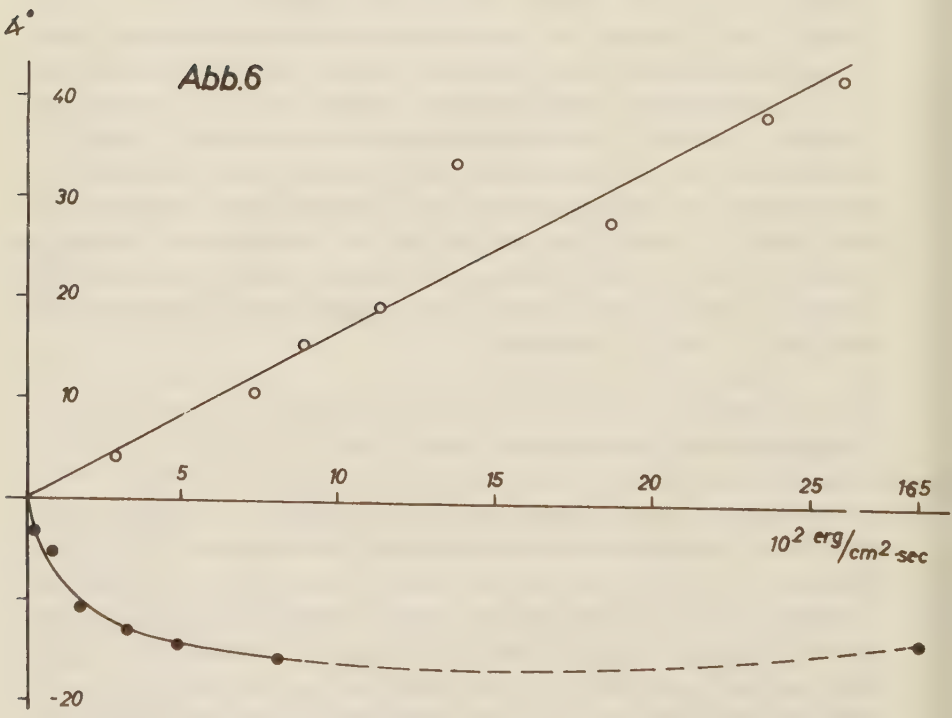


Abb. 6: Abhängigkeit der positiven und der negativen Krümmung von der Lichtintensität

○ = positive Reaktion im UV-Licht
● = negative Reaktion im Blaulicht

Abszisse: Lichtintensität in erg/cm².sec
Ordinate: Krümmungswinkel in Graden (2o-Stunden-Wert)

Im Blaulicht machte sich bei hohen Intensitäten (16 5oo erg/cm^2. sec.) bereits eine Erniedrigung des negativen Krümmungswinkels bemerkbar. Dieser Effekt wird möglicherweise durch eine Durchstrahlung der Wurzel bis zur Schattenseite hervorgerufen, wodurch sich der die Krümmung bestimmende Unterschied zwischen den Lichtwachstumsreaktionen der Licht- und der Schattenseite verringern könnte.

Nach dem ermittelten Kurvenverlauf (6) läßt sich vermuten, daß die positive und die negative phototropische Reaktion über zwei ganz verschiedene Mechanismen ablaufen. Im UV-Licht stieg die Größe der positiven Krümmung über den ganzen geprüften Bereich proportional der Lichtmenge an, während die negative Krümmung im Blaulicht schon bei sehr niederen Intensitäten ihren maximalen Wert erreicht. Hier wird bereits durch 83o erg/cm^2.sec der größte Effekt von -15,5 Grad ausgelöst. Es liegt nahe anzunehmen, daß schon der Photoakzeptor für die beiden Reaktionen verschieden ist.

b) Zeitlicher Verlauf der Krümmung

Daß der positive und der negative Phototropismus über getrennte Wege laufen, ist auch aus den Kurven des zeitlichen Verlaufs der Krümmung zu schließen. In diesem Versuch wurde kontinuierlich mit 2 5oo erg/cm^2.sec Ultraviolett bzw. 83o erg/cm^2.sec Blaulicht bestrahlt. Der zeitliche Verlauf der Krümmung wurde in kürzeren Abständen phototrophisch registriert. Die Ergebnisse dieses Versuchs sind in Abb. 7 aufgetragen.

Im Ultravioletten läßt sich diesmal während der ersten 14 Stunden ein annähernd linearer Anstieg des Krümmungsgrades mit der Zeit feststellen; die Reaktion setzt hier bereits in der ersten Stunde ein. Im Blaulicht dagegen beginnt die Krümmung erst nach einer 6-stündigen Latenzzeit.

Die vorzeitige Abflachung der Kurve im UV-Licht rührt daher, daß in jeder Versuchsgruppe einige Wurzeln Wachstum und Krümmung einstellen; andererseits erreichen einzelne der noch wachsenden Wurzeln Krümmungswinkel bis zu 9o Grad. Im Blaulicht ist im Gegensatz zum Ultravioletten das Krümmungsmaximum weit geringer (vgl. die vorangestellten Versuche).

4. Die Lichtwachstumsreaktionen im Blaulicht bei verschiedenen Intensitäten.

Da im Blaulicht bei einigen negativ phototropisch reagierenden Wurzeln des öfteren eine Förderung des Wurzelwachstums festgestellt wurde (NAUNDORF 194o, STEINKE 194o und PILET 1952), war es von Interesse auch die Lichtwachstumsreaktionen von Maiswurzeln bei verschiedenen Intensitäten kennen zu lernen. Von einem solchen Versuch war vor allem Aufschluß darüber zu erwarten, ob die negative Krümmung ursächlich durch eine positive oder auch negative Lichtwachstumsreaktion bedingt ist. Ein Zusammenhang dürfte gegeben sein, wenn die Größe der Hemmung oder Förderung im selben Masse von der Lichtintensität abhängt wie der Krümmungswinkel bei einseitiger Belichtung.

Die Wurzeln wurden in Küvetten beiderseits mit je einer Weißlichtlampe (TL 4o W 34) durch Blauglas bestrahlt. Die Versuchsdauer betrug wiederum 2o Stunden; geprüft wurden die Reaktionen bei 8o, 16o, 83o und 25oo erg/cm^2.sec. Kontrollpflanzen standen unter sonst gleichen Bedingungen im Dunkeln. Die Länge der Wurzeln wurde vor und nach dem Versuch ausgemessen. Bei jeder Intensität wurden 16o-24o Pflanzen untersucht.

Entgegen den Erfahrungen der oben erwähnten Autoren ergab sich bei allen geprüften Lichtstärken eine Hemmung des Wurzelwachstums (maximal rd. 2o %). Die Ergebnisse sind auf Abbildung 8 zusammengefaßt. Die Beziehung des Hemmeffekts zur Lichtintensität gleicht annähernd den entsprechenden Verhältnissen bei

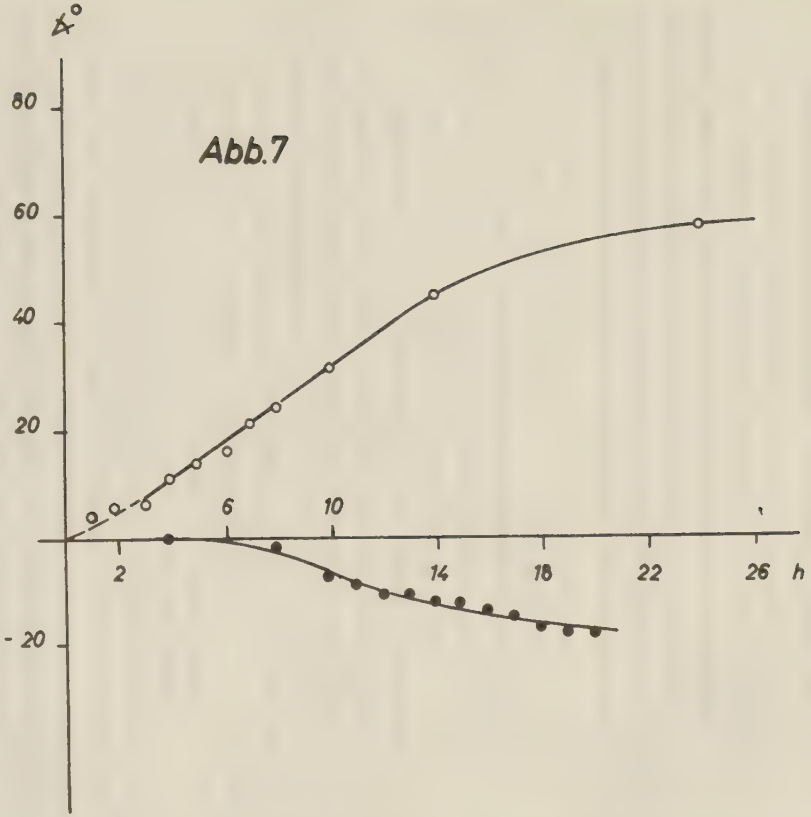


Abb. 7: Zeitlicher Verlauf der Krümmung im UV- und im Blaulicht
Lichtintensität im UV: (o) 2 500 erg/cm^2.sec
im Blaulicht: (•) 830 erg/cm^2.sec

Abszisse: Zeit in Stunden
Ordinate: Krümmungswinkel in Graden

der negativen Krümmung: Steiler Anstieg bis zum Maximum, dann langsam abfallendes Plateau. Es liegt der Schluß nahe, daß die negative Krümmung irgendwie mit einer negativen Lichtwachstumsreaktion zusammenhängt. Da jedoch negative Lichtwachstumsreaktioneh bei normalem Lichteinfall nicht zu negativen Krümmungen führen können, läßt sich ein Zusammenhang zunächst nur nach der Blaauwschen Linsentheorie verstehen.

Für die Stärke der Hemmung war es gleichgültig, ob auch die Koleoptile beleuchtet war, oder ob sie abgeschnitten oder gegen das Licht abgedeckt wurde. Eine Beeinflussung der Lichtwachstumsreaktion der Wurzel durch Beleuchtung der Keimscheide konnte in diesem Stadium also nicht festgestellt werden (vgl. dazu MOHR 1961).

B. Versuche mit dekapitierten Wurzeln

1. Phototropische Versuche mit Ultraviolett und Blaulicht.

Es war nun zu prüfen, ob auch bei den Wurzeln von Zea mays die Spitze der alleinige Perzeptionsort für phototropische Reize ist, wie dies bei Wurzeln allgemein angenommen wird und von NAUNDORF (1940) an Helianthus-Wurzeln experimentell nachgewiesen wurde.

Da aus technischen Gründen eine partielle Belichtung einzelner Zonen der Wurzel nicht möglich war, wurde versucht, die Frage auf einem anderen Weg zu entscheiden: nämlich durch Prüfung des phototropischen Verhaltens verschieden weit dekapitierter Wurzeln. Diese Methode hatte zwar den Nachteil, daß sie möglicherweise auch den Wuchsstoffspiegel der Wurzel umändert, dafür aber den Vorteil, daß die Belichtung trotz des relativ schnellen Wachstums der Wurzeln während der ganzen Versuchszeit unverändert blieb. Die Wurzeln wurden unter dem Binokular verschieden

weit dekapitiert und in Küvetten einseitigem Blaulicht (83o erg/cm^2.sec) bzw. Ultraviolett (25oo erg/cm^2.sec) ausgesetzt. Wie in den früheren Versuchen betrug die Belichtungszeit 2o Stunden.

Die Ergebnisse (vergl. Abb. 9) widersprechen den Angaben früherer Autoren: In Blaulicht rief Dekapitation bis zu einem Millimeter kaum eine Minderung des Krümmungsgrades hervor; im Ultravioletten wurde durch Dekapitation von o,5 mm der positive Krümmungswinkel gegenüber den nicht dekapitierten Kontrollen sogar um rund loo % erhöht. Selbst nach Dekapitation um zwei Millimeter erreichen die Krümmungswerte der Wurzeln im UV noch etwa 8o % der intakten Pflanzen. Im Blaulicht ist jedoch bei so starker Dekapitation keine Reaktion mehr zu beobachten, da sich die Wurzeln nach Verlust des Meristems nur noch wenige Stunden strecken; die Perzeption fällt somit in die lange Latenzzeit der negativen Krümmung (vergl. Abb. 7). Es sei daran erinnert, daß die geotropische Reizbarkeit schon bei Dekapitation von o,5 Millimeter verloren geht.

Aus den geschilderten Versuchen ist zu schließen, daß bei der Maiswurzel das phototropische Perzeptionszentrum in der Streckungszone selbst liegt.

IV. Beeinflussung der osmotischen Zustandsgrößen durch das Licht

1. Saugkraft und Wasserpermeabilität der Wurzeln bei UV- und Blaubelichtung.

Da aus den Dekapitationsversuchen zu schließen war, daß an der Auslösung der phototropischen Krümmung eine Reizleitung von der Spitze zur Streckungszone nicht beteiligt zu sein

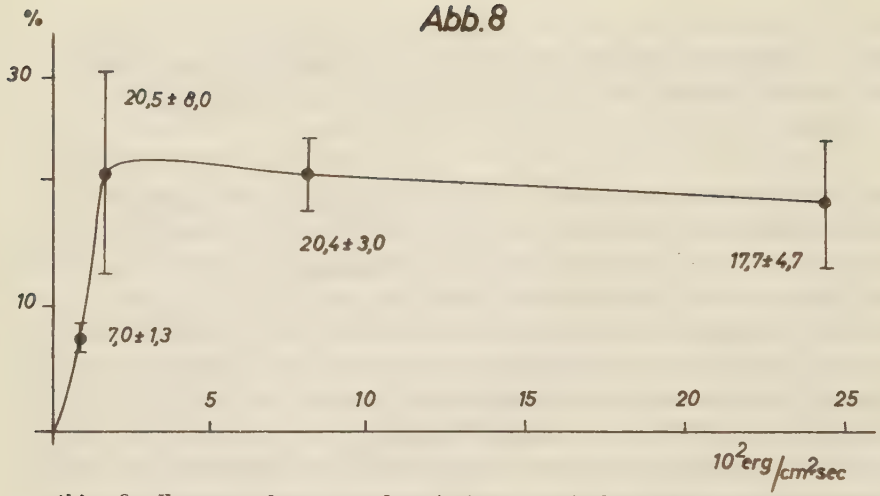


Abb. 8: Hemmung des Wurzelwachstums nach 2o-stündiger antagonistischer Blaubelichtung. Vertikallinien: einfacher mittlerer Fehler.
Abszisse: Lichtintensität in erg/cm^2.sec
Ordinate: Wachstumshemmung in Prozenten der Dunkelkontrolle

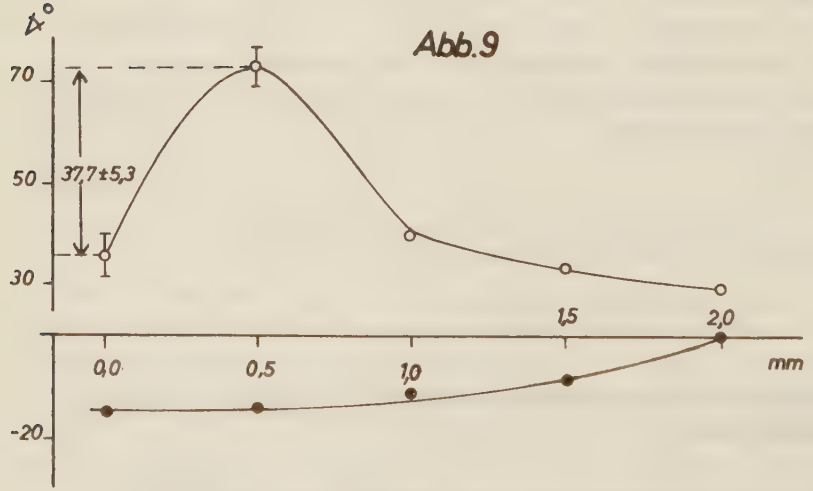


Abb. 9: Einfluß der Dekapitation auf die Krümmungsreaktion im UV- (o) und im Blaulicht (•). Belichtungszeit: 2o Stunden.
Lichtintensität: UV = 2 5oo erg/cm^2.sec
Blau = 83o erg/cm^2.sec
Abszisse: Dekapitation in mm
Ordinate: Krümmungswinkel nach 2o Std. in Graden

schaint, mußte mit der Möglichkeit einer direkten Einwirkung des Lichts auf die Zellen der Streckungszone gerechnet werden. Zur Analyse der hier induzierten Primärveränderungen wurden zunächst die Saugkraft und die Wasserpermeabilität von belichteten und unbelichteten Wurzeln verglichen.

Maispflanzen wurden in einer Lösung von 1/4 konzentrierter Knopscher Nährlösung und o,2 Mol/ℓ Lutrol 2o Stunden lang antagonistisch mit UV (33oo erg/cm^2.sec) bzw. Blaulicht (83o erg/cm^2.sec) angestrahlt, während Kontrollen unter sonst gleichen Bedingungen im Dunkeln verblieben. Der Lutrolzusatz diente zur Erhöhung des Saugkraftspiegels in den Wurzeln, um bei den nachfolgenden Versuchen die Meßgenauigkeit zu erhöhen. Nach der Belichtung wurden die Wurzeln 1 mm weit dekapitiert und die folgenden 7 mm - in Gruppen von je lo-12 Stück - drei Stunden auf eine fünfstufige Mannit-Konzentrationsreihe verteilt. Der pH-Wert der Lösungen wurde durch 1/loo M/ℓ Phosphatpuffer auf pH 5,5 gehalten. Die als Versuchsgröße verwendeten Petrischalen (8 cm Durchmesser) wurden mit lo ml Lösung beschickt und zur besseren Durchlüftung auf der Schüttelmaschine in Bewegung gehalten. Schließlich wurde der Zuwachs der Zylinder unter dem Binokular ausgemessen. Gravimetrische Messungen erwiesen sich bei dem geringen Gewicht der Wurzelzylinder (7-lo mg) als zu ungenau.

Die Ergebnisse der Versuche sind in Abbildung lo für UV und in Abbildung 11 für Blaulicht dargestellt.

Aus dem Verlauf der beiden Kurven geht deutlich hervor, daß sich die Saugkraft der UV-belichteten Wurzeln den Kontrollen gegenüber nicht ändert; dagegen wird die Eintritts- und Austrittspermeabilität für Wasser durch UV stark herabgesetzt. In der 0,0 M/ℓ Stufe bleibt die Verlängerung der belichteten Stücke um 35 % hinter den Dunkelkontrollen zurück; in der hypertonischen 0,5 M/ℓ Stufe verkürzen sie sich entsprechend weniger als die Kontrollen. Die beobachteten Veränderungen

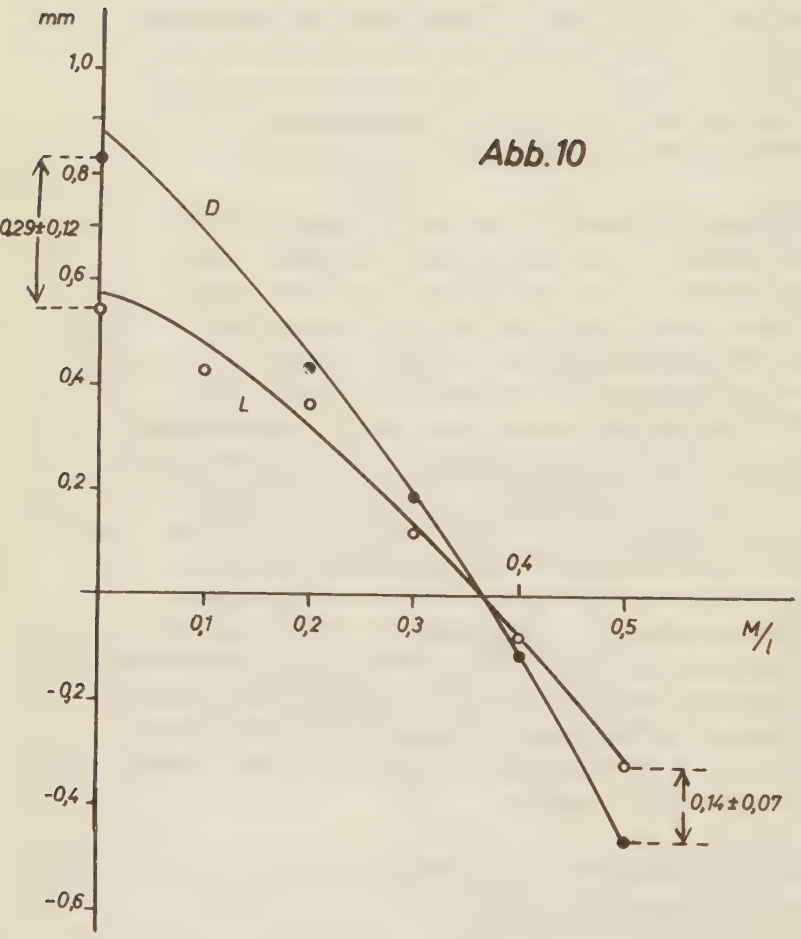


Abb. 10

Abb. 1o: Einfluß von UV-Belichtung auf den Verlauf der Saugkraftskurve. Belichtung: 2o Std. mit 3300 erg/cm^2.sec
Aufenthalt in der Meßlösung 3 Stunden
Abszisse: Mannitkonzentration in M/l
Ordinate: Längenänderung der Proben in mm
L = Wurzeln belichtet, D = Dunkelkontrollen

der osmotischen Zustandsgrößen im UV-Licht entsprechen, wenigstens ihrem Sinn nach, der positiven Richtung des Phototropismus der Maiswurzeln in diesem Wellenbereich.

Bei 2o-stündiger Vorbelichtung mit Blaulicht lag die Saugkraftskurve der Lichtproben in ihrem gesamten Verlauf unter der der Dunkelkontrollen. Blaulicht verringert demnach vor allem die Saugkraft des Gewebes. Die Differenz gegenüber den Dunkelkontrollen beträgt 1,95 ± o,64 atm. Eine Verringerung der Wasserpermeabilität ist aus dem Gang der beiden Kurven nicht zu ersehen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen im UV-Licht läßt sich in diesen Versuchen keine konkrete Beziehung zwischen der beobachteten Photosaugkraftsreaktion und der durch das Blaulicht induzierten negativen Krümmung der Wurzel erkennen. Möglicherweise handelt es sich bei der Erniedrigung der Saugkraft nicht um eine primäre Reaktion, sondern um einen sekundären Effekt der Erhöhung der Wachstumsrate im Blaulicht. Bei Kontrollversuchen, die mehrere Monate später ausgeführt wurden, war der Saugkraftsunterschied auch viel geringer. (Die höhere Wasseraufnahme der Dunkelkontrollen im Blaulicht gegenüber denen im UV-Licht rührt daher, daß die beiden Versuchsreihen zu verschiedenen Zeiten ausgeführt wurden.)

Belichtung der Proben während der dreistündigen Einwirkungsdauer der Konzentrationsreihe blieb im Blaulicht ohne merkbaren Einfluß auf die osmotischen Zustandsgrößen. Dies mag mit der Länge der Latenzzeit der Photoreaktionen im Blaulicht zusammenhängen.

UV-Licht beeinflußte die Streckung der Zylinder in derselben Weise wie im vorhergehenden Versuch mit diesem Wellenlängenbereich. Aus dieser Tatsache ist wieder zu schließen, daß die Wachstumszone selbst den Lichtreiz perzipieren kann.

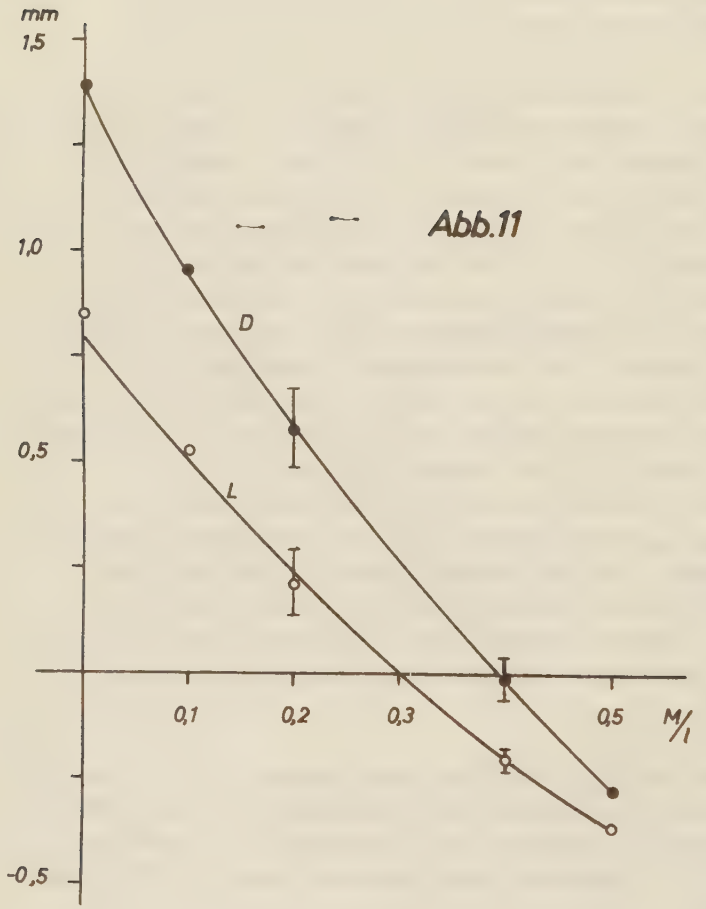


Abb. 11: Einfluß von Blaubelichtung auf den Verlauf der Saugkraftskurve. Belichtung: 2o Stunden mit 83o erg/cm^2.sec Aufenthalt in der Meßlösung 3 Stunden.
Abszisse: Mannitkonzentration in M/l
Ordinate: Längenwachstum der Proben in mm
L = Wurzeln belichtet, D = Dunkelkontrollen

2. Abhängigkeit der geotropen Krümmung von allseitiger Belichtung.

Es ist schon lange bekannt, daß Maiswurzeln diageotrop sind (PORODKO 1924), doch wurde im Laufe dieser Untersuchungen beobachtet, daß Wurzeln, die in leicht schräg gestellten, großen Petrischalen zwischen Filterpapier völlig gerade wuchsen, sich alsbald stark positiv geotrop krümmten, wenn sie ans Licht gestellt wurden (vgl. SEGELITZ 1938). Diese Beobachtung wurde nun weiter verfolgt: In einer feuchten Kammer wurden Maispflanzen mit Stecknadeln am Korn an einer senkrechten Leiste so übereinander festgesteckt, daß sie horizontal lagen. Die induzierten Krümmungen konnten an den projizierten Schattenbildern verfolgt werden.

Die Wurzeln wurden nun beidseitig mit UV-Licht (etwa 3500 erg/cm^2.sec) angestrahlt. Innerhalb von 6 Stunden waren die Wurzeln nahezu alle stark positiv geotrop eingestellt (+ 83^o), obwohl sie langsamer wuchsen, als die im Dunkeln belassenen Kontrollpflanzen. Diese erreichten in derselben Zeit einen Krümmungswinkel von nur +46 Grad; selbst nach 2o Stunden war dieser erst auf +65^o gestiegen. Der zeitliche Krümmungsverlauf ist in Abb. 12 angegeben. Derselbe Effekt, wenn auch in schwächerem Ausmaß war im Blaulicht zu beobachten. Für das Zustandekommen dieses Phänomens kann noch keine Erklärung gegeben werden.

V. Das Problem des Photoakzeptors

A. Der natürliche Sensibilisator

1. Lichtabsorption eines methanolischen Maiswurzelextrakts.

Da sich in den in Kapitel III beschriebenen Versuchen ein deutlicher Gegensatz zwischen Blau- und UV-Belichtung ab-

zeichnete, wurde nun untersucht, ob sich in den Zellen entsprechende verschiedene Photoakzeptoren auffinden ließen.

Zunächst wurde ein methanolischer Gesamtextrakt aus Maiswurzeln hergestellt: Vier Tage alte Maiswurzeln wurden mehrmals in wenig Methanol zerrieben, das Unlösliche abzentrifugiert und das Überstehende im Beckman-Spektralphotometer gegen Methanol gemessen (Abb. 13).

Mit fallender Wellenlänge stieg die Extinktion steil an. Sehr stark verdünnte Extrakte zeigten bei 280 mμ ein Maximum. Bei 435 und 465 mμ machten sich an der sonst stetig ansteigenden Kurve zwei kleine Gipfel bemerkbar. Ebenso gewonnene Extrakte der stets negativ phototropischen Helianthus-Wurzeln zeigten einen ähnlichen, meist noch steileren Anstieg, ohne jedoch deutlich ausgeprägte Zwischenmaxima erkennen zu lassen.

Man kann dem Kurvenverlauf zwar entnehmen, daß UV und Blau stark absorbiert werden, doch läßt sich aus dem Extinktionsspektrum die Gegenwart zweier getrennter Photoakzeptoren für Blau und für UV nicht mit Sicherheit erschließen. Da sich die Extinktionskurve jedoch aus mindestens zwei Komponenten - einer gleichförmig ansteigenden und einer für die beiden kleinen Maxima verantwortlichen - zusammensetzt, sollte eine chromatographische Auftrennung weiteren Aufschluß bringen.

2. Chromatographische Trennung der lipoidlöslichen Farbstoffe.

Da im Gesamtextrakt hydro- und lipophile Stoffe vorliegen, wurde versucht, vor der Chromatographie eine grobe Trennung dieser beiden Stoffklassen durchzuführen. Methanolischer Maiswurzelextrakt wurde mit Petroläther überschichtet, mit Wasser versetzt und kräftig durchgeschüttelt. Es bildete sich eine sehr stabile Emulsion, deren Phasen durch Zusatz von 5-10 % Kalilauge wieder getrennt werden konnten. Der durch die lipoidlöslichen Farbstoffe gelb gefärbte Petroläther wurde solange

mit immer verdünnterer Kalilauge geschüttelt, bis auch mit reinem Wasser keine Emulsion mehr auftrat.

Der so gereinigte Extrakt (ein gewisser Anteil des Farbstoffes ging bei der Aufarbeitung verloren) wurde in einer Startlinie auf Chromatographierpapier (SS 2o43 b) aufgetragen und mit einem geeigneten Laufmittel aufgetrennt (vergl. Kap.II). Es zeigten sich drei gelbe Banden, von denen nur eine, die in der Höhe von mitchromatographiertem Chlorophyll a liegt, genügend intensiv war, um sich im Spektralphotometer ausmessen zu lassen. Die zweite lag in der Höhe von Chlorophyll b, die dritte darunter. Im UV-Licht war noch eine grünfluoreszierende Bande mit den Rf-Wert des Phäophytins und an der Front eine fluoreszenzlöschende Bande zu erkennen.

Wurde der nicht mit KOH gereinigte Gesamtextrakt chromatographiert, so ergab sich eine einzige, gelbe verschlierte Zone nahe der Front, die im UV-Licht blau fluoreszierte und sich bei spektralphotometrischen Messungen als unrein erwies. Die Emulgierung bei der Vorreinigung wird wohl von fettartigen Stoffen hervorgerufen, die mit den gelben Farbstoffen vergesellschaftet sind; vielleicht liegen diese selbst in esterartiger Bindung vor, die erst durch Kalilauge gespalten wird.

3. Absorptionsspektrum der gelben Hauptkomponente.

Die stärkste Bande wurde mit Methanol eluiert (in Petroläther ist die Löslichkeit gering) und im Spektralphotometer gegen Methanol gemessen. Es ergab sich eine typische Karotinoidkurve mit Maxima bei 412, 437 und 465 mμ (vergl. dazu Abb.14). In äthanolischer Lösung sind die Maxima die gleichen; sie kommen jenen des Neoxanthins in diesem Lösungsmittel sehr nahe (414, 437 und 466 mμ; vergl. HAGER 1957); doch liegt der Rf-Wert des Neoxanthins im verwendeten Laufmittel tiefer. Mögli-

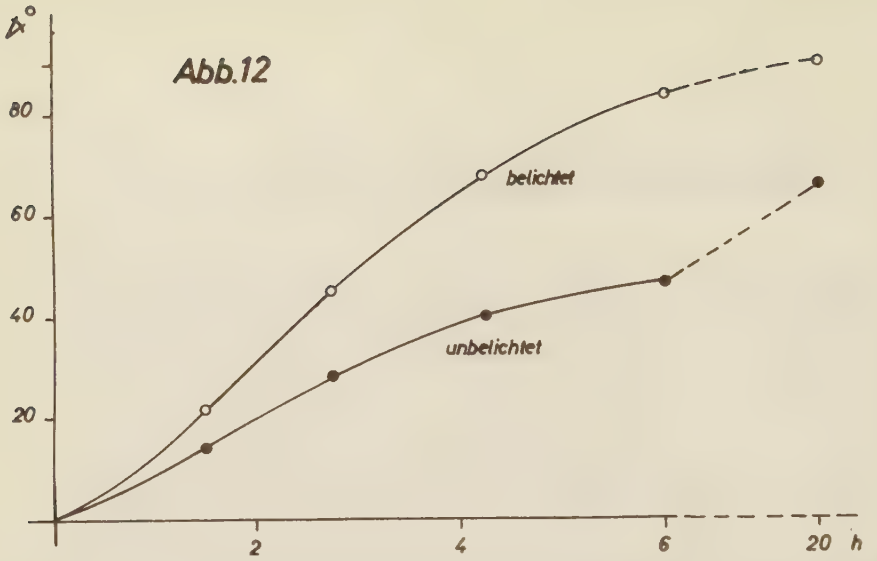


Abb.12: Einfluß von antagonistischer UV-Belichtung (3500 erg/cm^2.sec Dauerlicht) auf die geotropische Reaktion.
Abszisse: Zeit in Stunden
Ordinate: Geotropische Krümmung in Graden

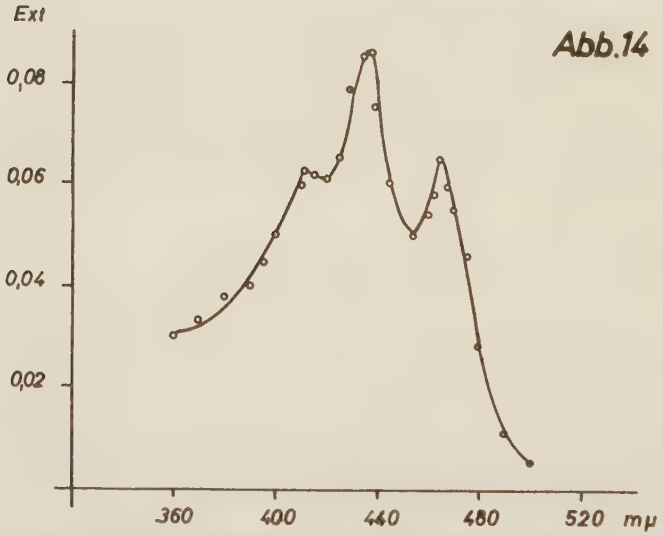


Abb.14: Absorptionsspektrum der gelben lipoidlöslichen Hauptkomponente des Maiswurzelextraktes in Methanol.
Abszisse: Wellenlänge in mμ,
Ordinate: Extinktion (s.Text)

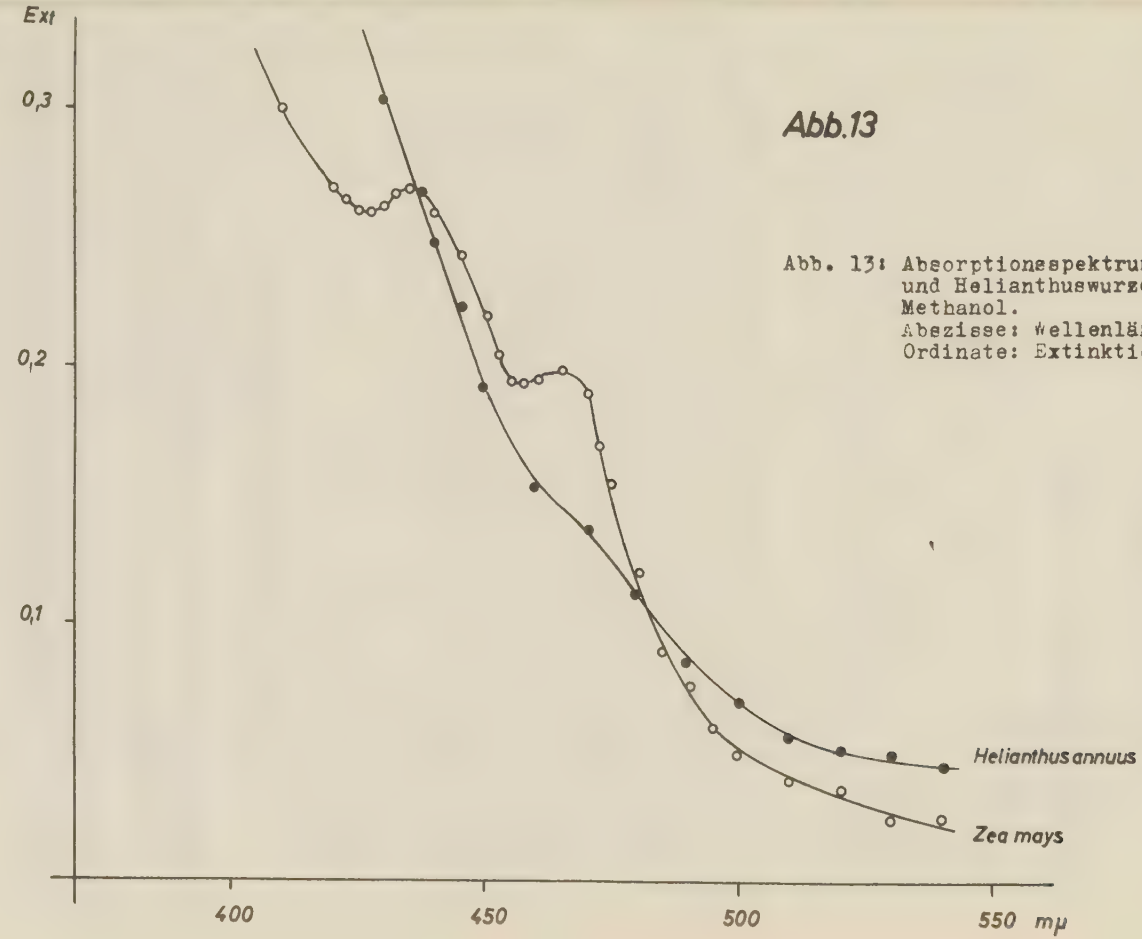


Abb.13

Abb. 13: Absorptionsspektrum von Maiswurzel- und Helianthuswurzel-Extrakten in Methanol.
Abszisse: Wellenlänge in mμ
Ordinate: Extinktion (s.Text)

cherweise liegt der Farbstoff immer noch in Ester-Bindung vor. Die Absorptionsmaxima liegen in Hexan bei 42o, 44o und 47o mμ, in Schwefelkohlenstoff bei 44o, 465 und 5oo mμ.

4. Fluoreszenz in der Maiswurzel.

Es wurden auch einige Versuche unternommen, die wasserlöslichen fluoreszierenden Komponenten chromatographisch zu trennen, da diese Stoffe möglicherweise als Photoakzeptoren bei der positiven Krümmung im UV-Licht dienen. Ihre Konzentration in der Maiswurzel ist jedoch so gering und ihre Anzahl so groß, daß eine genaue Analyse wenig aussichtsreich schien. Der Hauptanteil der bei intakten Wurzeln beobachteten Fluoreszenz ist an die Zellwände gebunden und die hierfür verantwortlichen Pigmente konnten mit Wasser, Äthanol, Aceton oder Petroläther aus ihnen nicht herausgelöst werden. Die Fluoreszenzfarbe schlägt im alkalischen Bereich von hellblau nach gelbgrün um. Bemerkenswerterweise ist diese Fluoreszenz in den im UV-Licht positiv phototropen Maiswurzeln besonders ausgeprägt; Wurzeln von Sinapis und Helianthus, die stets negativ phototropisch reagieren, zeigen diesen Effekt weit weniger. Sie besitzen dafür jedoch größere Mengen löslicher Fluoreszenzfarbstoffe. Es wäre daran zu denken, daß die positive Krümmung im UV-Licht durch die Zellwand bedingt wird, doch spricht dagegen, daß manche aphototropische Wurzeln relativ kräftig im UV-Licht fluoreszieren.

B. Wirkung künstlicher Sensibilisatoren

1. Inversion der phototropischen Krümmung durch Fluoreszenzfarbstoffe.

Da die oben beschriebene Methode zu keiner eindeutigen Aussage über den natürlichen Photoakzeptor führte, schien es aussichts-

reicher, die Wirkung einiger synthetischer Farbstoffe zu prüfen, um aus den hiermit erzielten Ergebnissen Rückschlüsse auf die Kriterien eines zelleigenen Photoakzeptors ziehen zu können. Durch verschiedene fluoreszierende Farbstoffe wie Eosin und Erytrosin gelang es schon STEINKE (1940) und später ZIEGLER (1950/51) sonst unempfindliche Organe empfindlich zu machen, wobei das geotrope Reaktionsvermögen allerdings gestört war.

Zu unseren Versuchen wurden wässrige Lösungen von Trypaflavin und Coriphosphin - beides gelbe, fluoreszierende Farbstoffe - in einer Konzentration von 1 : 2,5 · 10^5 g verwendet.

Die Wurzeln wurden bis zur Durchtränkung in Lösungen der Farbstoffe eingebracht, abgespült und in der bisherigen Weise zum Versuch genommen. Belichtet wurde 20 Stunden mit 1650 erg/cm^2.sec Blaulicht (Blaulichtröhre und Blauglas). Wie zu erwarten war, zeigten die Kontrollen negative Krümmungen in der Größenordnung der früheren Blaulichtversuche. Die mit Farbstoffen behandelten Wurzeln hatten sich dagegen überwiegend positiv gekrümmt (vergl. Abb. 15). Das Krümmungsbild ist dasselbe wie bei mit UV-Licht bestrahlten Wurzeln, sodaß die Möglichkeit eines ähnlichen Reaktionsmechanismus nicht auszuschließen ist.

Versuche mit Riboflavin, die mit Hinblick auf dessen Wirkung als Photosensibilisator bei der Photolyse der Indolessigsäure interessant gewesen wären, schlugen fehl, da Riboflavin in die Wurzeln nicht eindringt. Dagegen brachten Versuche mit Methylenblau neue Ergebnisse.

2. Versuche mit Methylenblau in Rot- und Blaulicht.

Maiswurzeln wurden 30 Minuten in 10^{-4} M/l Methylenblaulösung eingebracht, abgespült und dann 20 Stunden lang mit 1650 erg/cm^2.sec Rotlicht angestrahlt (vergl. Abb. 16a). Die im Rot-

licht sonst nur schwache Krümmung (- 8,8 ± 3,2°) wurde durch den Zusatz von Methylenblau verstärkt (- 13,5 ± 2,9). Die Differenz betrug 4,7 ± 4,2°. Die mit Methylenblau angefärbten Wurzeln wachsen etwas langsamer als die Kontrollen. Der Farbstoff wird während der Versuchsdauer etwas ausgewaschen, doch bleibt die Spitze stets stärker gefärbt. Dieses Ergebnis spricht dafür, daß Methylenblau als Photoakzeptor wirken kann. Noch ein weiterer Aspekt ergibt sich aus dem obigen Versuch: Die Blaauwsche Linsentheorie der Lichtkonzentration auf der "Schattenseite" kann hier nicht gelten, da die mit Methylenblau angefärbten Wurzeln stärker reagieren, obgleich in ihnen der Absorptionsgradient für Rotlicht viel stärker ist als in den Kontrollen.

Noch überraschender war es, daß Anfärbung mit Methylenblau auch im Blaulicht (1 650 erg/cm^2.sec), das durch Methylenblaulösungen gefiltert wurde, um alle von Methylenblau absorbierbare Strahlung von den Wurzeln fernzuhalten, die Krümmung verstärkt (von -14,7 ± 2,2 auf - 23,0 ± 2,7; die Differenz beträgt - 8,3 ± 3,5°) (vergl. Abb. 16b). Ob Methylenblau, das im Blaulicht nicht als Photoakzeptor wirken kann, die Lichtenergie vom gelben Photoakzeptor auf das reagierende System überträgt, kann nicht mit Bestimmtheit gesagt werden. Aufschlüsse darüber sind vielleicht von Versuchen mit vergleichbaren Redoxfarbstoffen zu erwarten.

Mit Methylenblau tingierte Wurzeln, die mit UV-Licht bestrahlt wurden, zeigten nur positive Krümmung.

3. In vitro-Photolyse von IES durch Trypaflavin im Blaulicht.

Da angenommen wird, daß die Wirkung von Fluoreszenzfarbstoffen in vivo auf einer Photolyse von Wuchsstoff beruht, wurde nach der Methode von L. und M. BRAUNER (1953/54) zunächst in vitro untersucht, in wieweit Trypaflavin im Blaulicht Indolessigsäure

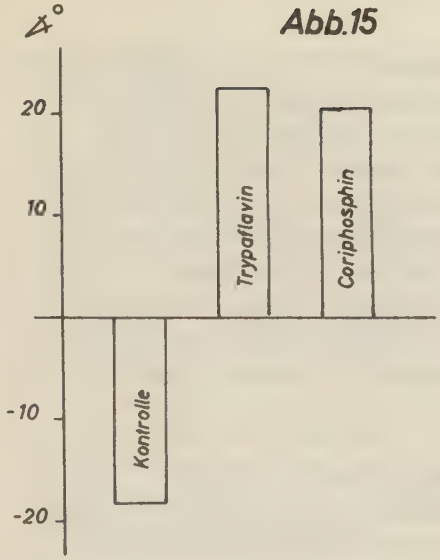
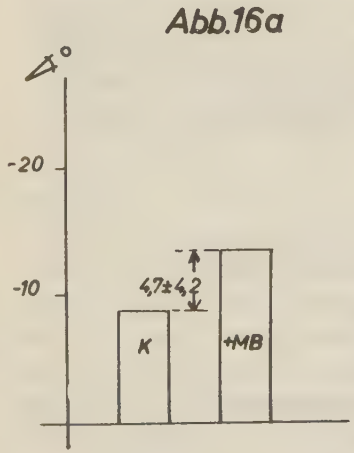


Abb. 15:

Einfluß von Fluoreszenzfarbstoffen auf die phototropische Krümmung von Maiswurzeln im Blaulicht (1650 erg/cm^2.sec) nach 20 Stunden. Höhe der Säulen: Krümmungswinkel in Graden.



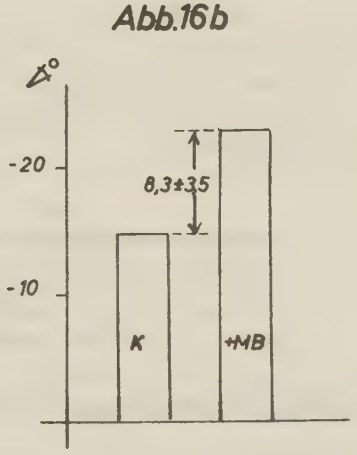


Abb. 16:

Einfluß von Methylenblau (MB) auf die phototropische Krümmung
a) im Rotlicht 1650 erg/cm^2.sec,
b) im Blaulicht 1650 erg/cm^2.sec
nach 20 Stunden. Höhe der Säulen: Krümmungswinkel in Graden
K = Kontrolle

abbaut. In eine Petrischale (Durchmesser : 15 cm) wurden 25 ml 2.10^{-4} M/l IES-Lösung und 25 ml Trypaflavinlösung (1 mg/2o ml) eingebracht und von oben mit einer Blaulichtröhre durch ein blaues Schottfilter (BG 28) mit 5ooo erg/cm^2.sec belichtet. In Abständen von drei Minuten wurden Proben entnommen und mit Salkowski-Reagenz behandelt. Nach 25 Minuten wurde im Spektralphotometer die Extinktion bei 53o mμ bestimmt. Die Ergebnisse sind in Abbildung 17 dargestellt. Schon nach etwa 15 Minuten ist der IES-Gehalt der Proben unter die nachweisbare Menge gesunken. Auch unter Sauerstoffausschluß wird die IES abgebaut.

Nimmt man eine entsprechende Zerstörung auch in vivo an, so müßte die Wurzel also innerhalb kurzer Zeit wuchsstoffrei sein und,vorausgesetzt daß Wuchsstoff für ihr Wachstum Grundbedingung ist, ihr Wachstum einstellen. Bei photodynamischen Effekten ist jedoch zu bedenken, daß sie nicht nur den Wuchsstoffspiegel in Mitleidenschaft ziehen, sondern vermutlich auch die Fermente des Stoffwechsels (GALSTON 1949, WALLNÖFER 1961). Bei einseitiger Belichtung könnten auch derartige Einwirkungen zu positiven Krümmungen führen.

VI. Wurzelwachstum und Wurzelkrümmung in Abhängigkeit vom Wuchsstoff

1. Das Produktionszentrum der Wachstumsregulatoren

In Analogie zu den Verhältnissen in der Koleoptile wird vielfach angenommen, die Wurzelspitze produziere einen Wuchsstoff, der dann basipetal abströmt (SÖDING 1961 und 1952). Es muß hier jedoch auf die grundlegenden morphologischen Unterschiede zwischen Koleoptile und Wurzel hingewiesen werden. Schon die verschiedene Verteilung des Wachstums macht eine solche Analogie

wenig wahrscheinlich: Die Maiswurzel besitzt ein etwa 1-1,5 mm langes Meristem, das zwischen die o,5 mm lange Kalyptra und die Streckungszone eingeschoben ist, die im 3. mm von der Spitze ihr Streckungsmaximum erreicht. Koleoptilen von über 15 mm Länge hingegen besitzen eine bereits fixierte Anzahl von Zellen, die nur noch zu Streckungswachstum befähigt sind. Eine tropistische Krümmung kann bei der Wurzel nur in der Streckungszone stattfinden. Krümmungs- und Streckungsmaximum fallen hier zusammen (MÜLLER 1876). Bei der Koleoptile dagegen erstreckt sich die Krümmung über das ganze Organ.

Es wurde nun zuerst geprüft, ob Maiswurzeln nach Dekapitation schneller wachsen, was bei Annahme einer überoptimalen Wuchsstoffkonzentration in intakten Wurzeln (CHOLODNY 1934 u.a.) zu erwarten gewesen wäre.

Je sieben Wurzeln wurden in einer feuchten Kammer auf feuchtem Filterpapier an einer leicht geneigten Glasplatte befestigt, die mit transparentem Millimeterpapier bespannt war. Mit einer roten Dunkelkammerlampe konnte das Schattenbild der Wurzel zur Ablesung des Zuwachsen auf das Millimeterpapier scharf projeziert werden. Wenn die Wurzeln mehrere Stunden lang, eine konstante Zuwachsrate zeigten, wurden sie unter dem Binokular o,5; 1,o; 1,5 und 2 Millimeter weit dekapitiert und ihre Zuwachsgeschwindigkeit weiterhin verfolgt. Zur Kontrolle wurden stets intakte Pflanzen mitgemessen. Jeder Versuch wurde mindestens dreimal ausgeführt. Abgesehen von einigen Individuen, die, wie die Kontrollen zeigten, noch vor Erreichung ihrer konstanten Wachstumsgeschwindigkeit dekapitiert wurden, konnte nach Entfernung von o,5 mm im statistischen Mittel nie eine länger dauernde Beschleunigung beobachtet werden. Bei Dekapitation bis zu 1 mm trat andererseits auch keine Erniedrigung der Wachstumsgeschwindigkeit auf (vergl. Abb. 18).

Für die graphische Darstellung der Ergebnisse wurde die Wiedergabe des Gesamtzuwachses gewählt um kurzfristige Schwankungen

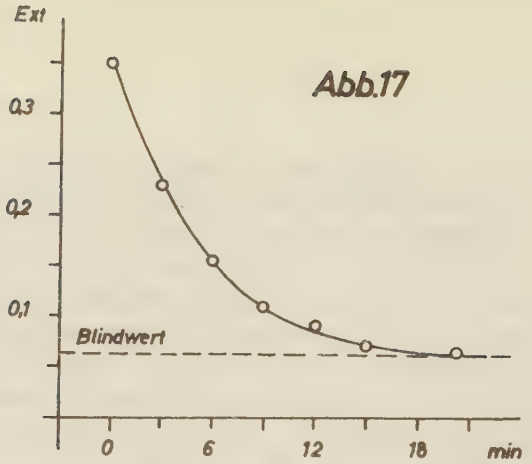


Abb. 17: Zeitlicher Verlauf der IES-Photolyse durch Trypaflavin in vitro. Ausgangs-IES-Konzentration 10^{-4} M/l. Belichtung: 5000 erg/cm^2.sec.
Abszisse: Zeit in Minuten
Ordinate: Extinktion des Salkowski-Ansatzes

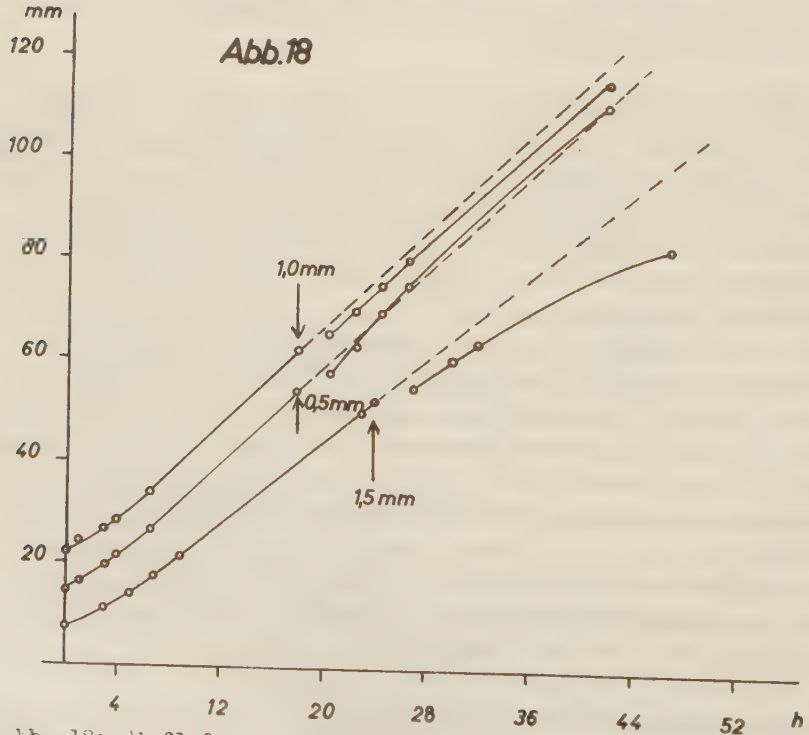


Abb. 18: Einfluß von Dekapitation auf den Wachstumsverlauf von Maiswurzeln.
↑ = Zeitpunkt der Dekapitation
Längen der abgeschnittenen Spitzenzonen: 0,5, 1,0 bzw. 1,5 mm.
Abszisse: Zeit in Stunden
Ordinate: Zuwachs in mm

möglichst auszugleichen. Vor und nach der Dekapitation stieg die Kurve im gleichen Winkel an.

Bei Messung des Zuwachses mit dem Horizontalmikroskop in 10-minütigen Intervallen während der ersten Stunde nach der Dekapitation war manchmal eine vorübergehende Wachstumssteigerung zu beobachten, die jedoch bald wieder auf die ursprüngliche Geschwindigkeit abfiel. Möglicherweise ist dieses anfänglich größere Wachstum auf den Wundreiz zurückzuführen (vgl. BÜNNING 1928). Im Gesamtdurchschnitt jedoch wachsen dekapitierte Wurzeln nicht schneller als die intakten Kontrollen, was mit den Beobachtungen von YOUNIS (1954) und GORTER (1932) übereinstimmt.

Dekapitationsversuche an Wurzeln sind zur Lokalisierung der Wuchsstoffproduktion vielleicht nicht ganz eindeutig, da auch das Restmeristem noch Wuchsstoff produzieren könnte und andererseits bei weiterer Dekapitation das Wachstum eingestellt wird. Über die Regeneration einer physiologischen Spitze ist bisher nichts bekannt, doch dürfte eine solche nicht sehr wahrscheinlich sein, da das Meristem selbst als "Spitze" angesehen werden kann. Eine morphologische Spitze wird erst nach Tagen regeneriert (SIMON 1904).

Im Anschluß an die oben beschriebenen Versuche wurden nun Untersuchungen zum Problem des basipetalen Wuchsstoffstromes in der Wurzel unternommen. Maiswurzeln wurden in verschiedenen Versuchsreihen 0,5-30 mm weit dekapitiert. An den in feuchten Kammern belassenen Stümpfen wurde nunmehr die Seitenwurzelbildung beobachtet, da nach der Theorie des basipetalen Wuchsstoffstromes zu erwarten war, daß die Seitenwurzeln eher hervorbrechen würden, wenn die Entwicklungshemmung durch über optimale Wuchsstoffkonzentration nach Entfernen der Hauptwurzelspitze aufgehoben wird. Es konnte jedoch nie etwas

Derartiges beobachtet werden; die Seitenwurzeln brachen bei dekapitierten wie auch bei intakten Wurzeln stets zur gleichen Zeit hervor. Keine der Seitenwurzeln wurde positiv geotrop; sie behielten durchweg den ihnen eigenen Winkel zur Senkrechten bei. Eine Analogie zur Wirkung des Wuchsstoffs in Sprossen konnte also nicht gefunden werden.

2. Wurzelzylindertest bei verschiedenen Konzentrationen von IES und NES.

Da angenommen wird, daß der endogene Wuchsstoff der Pflanzen IES sei, wurde nun der Einfluß von IES sowie der ähnlich stark wirkenden NES auf das Wachstum der Wurzel und später auch auf deren Krümmung geprüft. 7 mm lange Wurzelzylinder (1 mm hinter der Spitze herausgeschnitten) wurden in Petrischalen von 8 cm Durchmesser in je 10 ml Lösung verschiedener Wuchsstoffkonzentration eingebracht. Der pH-Wert war mit 1/100 M/ℓ Phosphatpuffer auf pH 5,5 eingestellt und änderte sich während der 18-stündigen Versuchsdauer auf der Schüttelmaschine nicht. Die Ergebnisse sind in Abbildung 19a und 19b dargestellt.

Konzentrationen, die bei Sprossen noch eine starke Wachstumsförderung hervorrufen, hemmten in Übereinstimmung mit den Erfahrungen früherer Autoren das Wurzelwachstum bereits ziemlich stark. Bei Maiswurzeln wird erst bei einer Konzentration von 10^{-9} M/ℓIES der Wachstumswert der IES-freien Kontrollen erreicht. Bei 10^{-10} und 10^{-11}M/ℓIES kommt es zu einer geringfügigen Förderung. Der Durchschnittswert aus 22 Versuchen lag hier bei $7{,}0 \pm 1{,}9$ % über dem Wachstum der Kontrollen. Für die Größe der Förderung war es dabei gleichgültig, ob frische Wurzeln verwendet wurden oder ob die Wurzeln 24 Stunden vor dem Versuch vom Korn abgeschnitten und zur "Verarmung" in destilliertem Wasser belassen wurden. Auch Zusatz von Zucker zu den Ansätzen beeinflußte das Ergebnis nicht.

Ganz ähnliche Ergebnisse lieferten Versuche mit NES; nur war hier das Maximum der Förderung nach 10^{-9} M/l NES verschoben. Die Größe des Effekts entsprach etwa der bei IES.

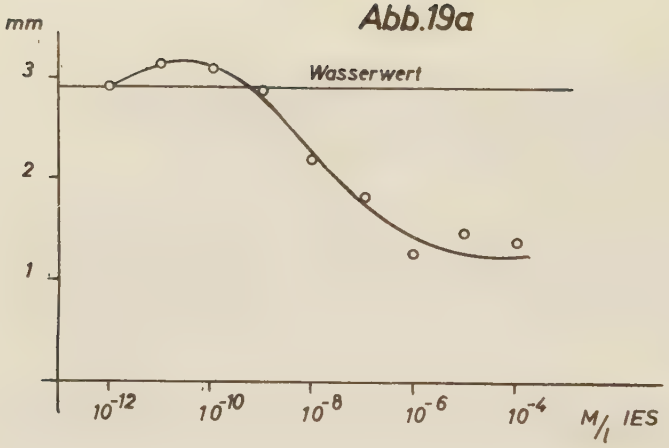
Wenn nun der endogene Wuchsstoff der Wurzel IES ist und eine weitere Zufuhr von IES trotzdem noch eine, wenn auch geringe Wachstumsförderung hervorruft, muß man annehmen, daß die natürliche Wuchsstoffkonzentration in Maiswurzeln leicht unteroptimal ist.

3. Wurzelwachstum und phototropische Krümmung bei verschiedenen pH-Werten.

Weit größere Förderungen als mit Wuchsstoffen lassen sich durch eine Änderung des pH-Wertes erzielen (vergl. hierzu Abb. 2oa). 7 mm lange Wurzelzylinder wurden in je 1o ml 1/1oo M/l Phosphat - (pH 5-8) bzw. isotonischen Zitronensäurepuffer (pH 3-6) gebracht und die Zuwachsgrößen in 18 Stunden bestimmt. Die geringen Unterschiede des osmotischen Wertes innerhalb der Pufferreihe wurden durch Zusatz von o,1 M/l Mannit kompensiert. Da sich die Wirkung von Phosphat- und Zitronensäurepuffer bei gleichem pH-Wert nun sehr wenig unterschied, konnten die Ergebnisse beider Pufferreihen unbedenklich zu einer Kurve vereinigt werden.

Es trat ein deutliches Maximum bei pH 4 auf; die Förderung gegenüber den pH-Wert 5 beträgt hier 34 %. Bei noch niedrigerem pH-Wert wurde das Gewebe bereits geschädigt. Im basischen Bereich wurde das Wachstum merklich gehemmt. Bei pH 8 war der Zuwachswert schon auf 7o % seiner Größe bei pH 5 gesunken.

In Vergleichsversuchen wurde nun auch die positive Krümmung bei UV-Bestrahlung in Medien von verschiedenem pH-Wert gemessen (vergl.Abb. 2ob). Es zeigte sich, daß die Reaktion parallel mit der entsprechenden Wachstumsgröße stieg oder fiel.



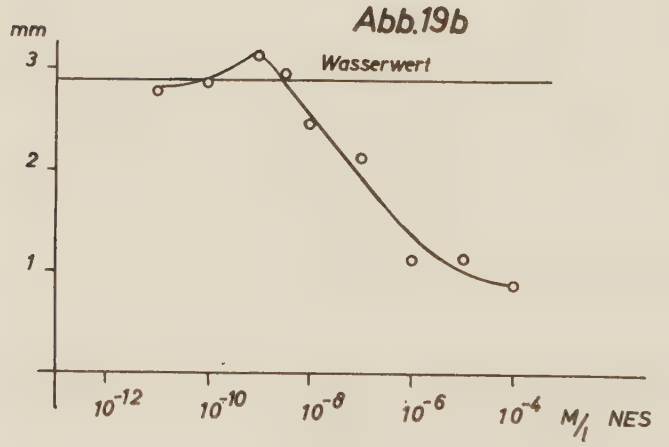


Abb. 19:

Einfluß der Wuchsstoffkonzentration auf das Wachstum von 7 mm langen Maiswurzelzylindern.
a) IES
b) NES
Inkubationsdauer: 18 Stunden
Abszisse: Konzentration in M/l
Ordinate: Zuwachs in mm

Es besteht hier also ein enger Zusammenhang zwischen Wachstum und Krümmung. Diese Tatsache konnte auch in verschiedenen anderen Versuchen festgestellt werden.

Da zwischen pH 5 und 6 die Wachstumsgeschwindigkeit konstant bleibt, in diesem Bereich also von pH-Änderungen nicht beeinflußt wird, wurde in allen übrigen Versuchen dieser Arbeit der pH-Wert der Kulturflüssigkeit durch Puffer auf pH 5,5 eingestellt.

4. Phototropische Krümmung in UV- und Blaulicht bei IES-Zusatz

a) Krümmung bei Belichtung in IES-Lösung

Da NAUNDORF (1940) und PILET (1952) bei Belichtung durch Zugabe von synthetischer IES eine Umkehr der Krümmungsrichtung erzielen konnten, war es zur Klärung der Frage einer Wuchsstoffbeteiligung bei der phototropischen Krümmung der Wurzel nötig, auch das Verhalten der Maiswurzeln bei solchen Versuchen kennen zu lernen.

In die Versuchsküvetten wurde zur üblichen Kulturflüssigkeit Indolessigsäure in verschiedener Konzentration gegeben. In diese Lösungen wurden die Wurzeln 20 Stunden lang mit UV (2500 erg/cm^2. sec) (vergl. Abb. 21) bzw. Baulicht (830 erg/cm^2.sec) (vergl. Abb. 22) einseitig belichtet. In keinem Fall konnte eine Inversion der Krümmungsrichtung beobachtet werden. Im UV-Licht ist beim Konzentrationsoptimum des Wachstums (10^{-10} und 10^{-11} M/l IES) auch die Krümmung den Kontrollen gegenüber leicht gefördert (8-12 %) (vergl. Wachstumskurve 19a). Mit steigender IES-Konzentration nimmt dann - entsprechend der Hemmung des Wachstums - das Ausmaß der positiv phototropen Krümmung merklich ab.

Die negativ phototrope Krümmung im Blaulicht hingegen bleibt seltsamerweise von der IES-Zufuhr völlig unbeeinflußt. In

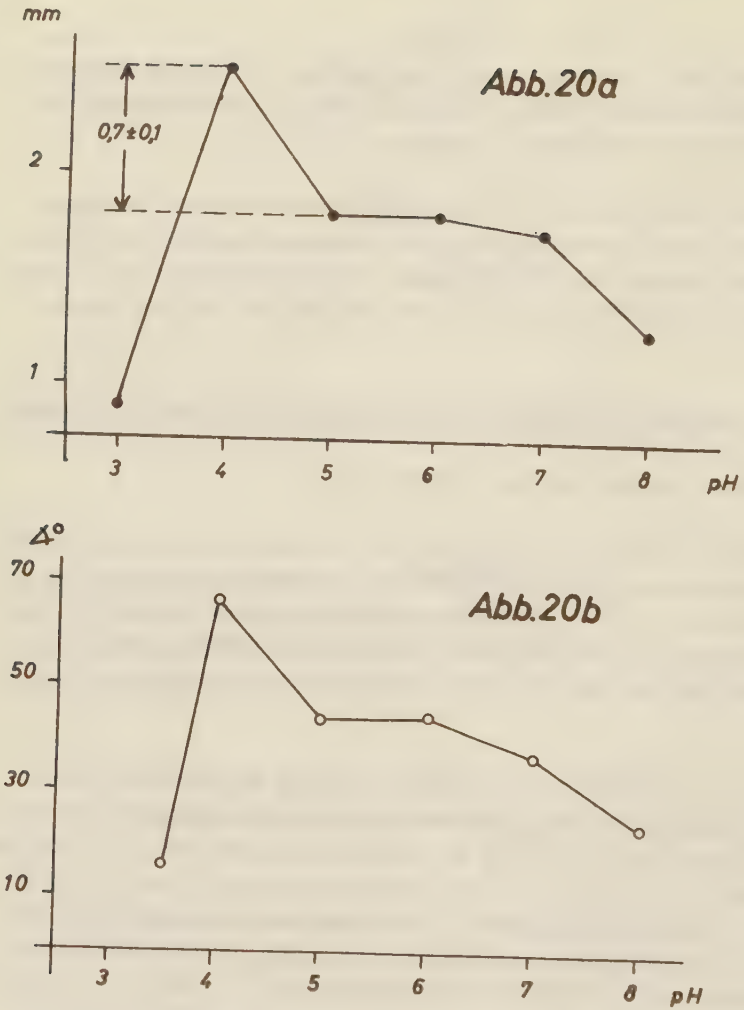


Abb. 2o:

Einfluß des pH-Wertes auf das Längenwachstum und auf die phototropische Krümmung von Maiswurzeln.

a) Zuwachs von 7 mm langen Zylindern in 18 Stunden
b) phototropische Krümmung bei Belichtung mit UV-Licht (25oo erg/cm^2.sec) nach 2o Stunden

Abszisse: pH-Wert des Mediums
Ordinate: (a) mm Zuwachs, (b) Krümmungswinkel nach 2o Stunden in Graden.

allen Konzentrationsstufen bleibt der Krümmungsgrad auf der Höhe der Kontrollen. Möglicherweise wird Indolessigsäure während der langen Latenzzeit ab- oder umgebaut, sodaß sie bei Beginn der Krümmung bereits unwirksam geworden ist.

Während der ersten Stunden des Versuchs treten in höheren IES-Konzentrationen (bis 10^{-8} M/ℓ IES) an der Spitze der Wurzel Knoten auf, die auch schon SEGELITZ (1938) bei seinen Versuchen beobachtet hat. Nach etwa 8 Stunden nehmen die Wurzeln ihr bis dahin reduziertes Längenwachstum wieder auf, wodurch die Knoten nach der Basis zu rücken scheinen.

b) Krümmungen bei IES-Vorbehandlung und nachträglicher Belichtung.

Die obigen Versuche wurden nun noch in einer anderen Weise ausgeführt (vergl. Abb. 23), da damit zu rechnen war, daß etwaige photochemische Veränderungen der IES im Gewebe im Licht durch eine dauernde IES-Zufuhr von außen möglicherweise überdeckt werden. Daher wurden die Wurzeln diesmal vor Beginn der Belichtung 1,5 Stunden in IES-Lösungen von verschiedenen Konzentrationen inkubiert, mit Leitungswasser abgespült, in die Versuchsküvetten eingebracht und 2o Stunden mit UV- bzw. Blaulicht bestrahlt.

Bei UV-Bestrahlung wirkt sich eine Vorbehandlung der Wurzeln mit IES fördernd auf die positive Krümmungsreaktion aus. Die optimale Konzentration liegt hier allerdings höher, zwischen 10^{-9} und 10^{-8} Mol/ℓ. Der phototropische Effekt übertrifft in diesem Bereich den Kontrollwert um etwa 42 %.

Die negativen Krümmungen im Blaulicht bleiben auch bei dieser Versuchsanordnung unbeeinflußt. Dies legt die Vermutung nahe, daß am negativen Phototropismus Wuchsstoff nicht entscheidend beteiligt sei.

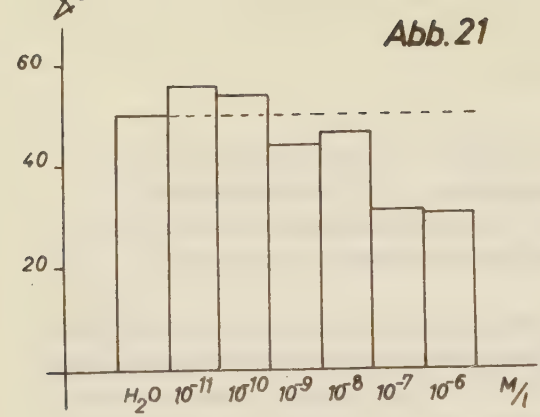


Abb. 21:

Abhängigkeit der positiven Krümmung im UV-Licht (2500 erg/cm^2.sec) von der IES-Konzentration des Mediums. Säulenhöhe: Krümmungswinkel nach 20 Stunden.
H_2O: Kontrollen ohne IES-Zusatz

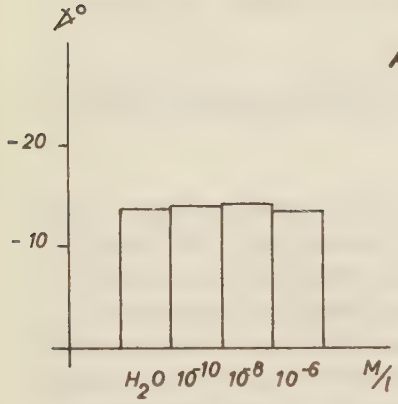


Abb. 22:

Abhängigkeit der negativen Krümmung im Blaulicht (830 erg/cm^2.sec) von der IES-Konzentration des Mediums. Säulenhöhe: Krümmungswinkel nach 20 Stunden.
H_2O: Kontrollen ohne IES-Zusatz

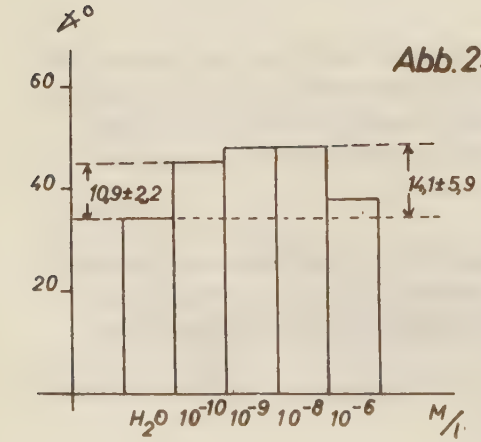


Abb. 23:

Abhängigkeit der positiven Krümmung im UV-Licht (2500 erg/cm^2.sec) von der IES-Konzentration des Mediums. Wurzeln 1 1/2 Stunden mit IES-Lösung vor der Belichtung behandelt, sodann 20 Stunden in Wasser belichtet. Säulenhöhe: Krümmungswinkel nach 20 Stunden.
H_2O: Kontrollen ohne IES-Zusatz

5. Vorversuche zum Nachweis des Wurzelwuchsstoffes mit den Avena-Krümmungs- und Zylindertest.

Da unsere Versuche mit synthetischem Wuchsstoff keine eindeutigen Schlüsse über die Beteiligung von Wuchsstoff bei der negativen phototropischen Krümmung zulassen, und auch über die Art des nativen Auxins der Wurzel immer noch Unklarheit besteht, wurde der Versuch unternommen, den bereits von FIEDLER (1936) in Maiswurzeln nachgewiesenen Wuchsstoff näher zu charakterisieren und seine Beteiligung bei der phototropischen Krümmung zu prüfen.

In den meisten der bisherigen Untersuchungen der nativen Wuchsstoffe wurden diese mit organischen Lösungsmitteln in sauren Medien extrahiert. Die gewonnenen Extrakte wurden dann mehr oder weniger fraktioniert, chromatographiert und ausgewertet. Da jedoch zu bedenken ist, daß auf diese Weise auch Stoffe extrahiert werden, die in einem Biotest das Wachstum zwar fördern oder hemmen (z.B. organische Säuren), aber keine Beziehung zu den eigentlichen Wuchsstoffen besitzen, wurde versucht, den in Agar diffundierenden Wuchsstoff zu untersuchen.

Um einen gesicherten Ausgangspunkt zu haben, wurden zunächst die Versuche von BOYSEN-JENSEN (1933) wiederholt. Der Wuchsstoff von je 2 Maiswurzelspitzen (2 mm lang) wurde in Glukoseagarblöckchen (2.2.1 mm) aufgefangen (Extraktionsdauer 4 Stunden) und im Went-Krümmungstest untersucht. Die hierzu verwendeten Avenakoleoptilen waren durchschnittlich 25 mm lang. Sie wurden 3 mm weit dekapitiert; der zu prüfende Agarblock wurde einseitig - durch das herausgezogene Primärblatt gestützt - mit einem Tropfen Gelatine angeklebt. Fast alle Koleoptilen zeigten nach 4 Stunden eine Krümmung, die vom Agarblock weggerichtet war.

Da der Wenttest für Reihenversuche zu zeitraubend war, wurde in den folgenden Versuchen ein Avenazylindertest angewendet. Dazu wurden 5o-15o Wurzelspitzen von etwa 2 mm Länge auf einen 1 mm dicken Agarblock von 6-8 mm Kantenlänge in einer feuchten Kammer aufgesetzt. Nach 3,5 Stunden Diffusionsdauer wurden die Agarblöcke in Petrischalen von 5,5 cm Durchmesser mit 2,5 ml 1/1oo M Phosphatpuffer (pH 5,5) eluiert. Der Wuchsstoffgehalt der Lösungen wurde sodann mit 7 mm langen Avenazylindern geprüft. Die Agarscheibchen blieben während des ganzen 18 Stunden dauernden Versuchs in den auf die Schüttelmaschine gebrachten Petrischalen.

6. Einfluß von Blau- und UV-Licht auf den Wuchsstoffspiegel der Wurzeln.

a) 2o-stündige Belichtung vor der Wuchsstoffbestimmung.

Um zu prüfen ob der Wuchsstoffgehalt im Gewebe durch Belichtung verändert wird, wurden intakte, etwa 4 cm lange Wurzeln in Küvetten mit UV- bzw. Blaulicht 2o Stunden lang angeleuchtet, während Kontrollen unter denselben Bedingungen im Dunkeln verblieben. Die Intensität des UV-Lichts betrug 23oo erg/cm^2.sec, die des Blaulichts 83o erg/cm^2.sec. Von den Wurzeln wurden die Spitzen 2 mm weit abgeschnitten und zur Wuchsstoffgewinnung in der beschriebenen Weise auf Agarblöckchen gestellt.

Der Zuwachs der Testkoleoptilen wurde unter dem Binokular abgelesen. Als Kontrollen dienten Eluate aus Agarscheibchen von derselben Größe, auf denen jedoch keine Wurzelspitzen gestanden hatten.

Obwohl die Wurzeln im Blaulicht langsamer als im Dunkeln wachsen, konnte kein signifikanter Unterschied im Wuchsstoffspiegel der Hell- und Dunkelproben festgestellt werden. (Licht 27 %; Dunkel 24 % über der Kontrolle) (vergl. Abb. 24). Auch in

Sprossen hat sich in schwachem Blaulicht kein Wuchsstoffabbau wahrnehmen lassen (GALSTON 1961).

Mit UV bestrahlte Wurzeln enthielten dagegen mehr Wuchsstoff als die entsprechenden Dunkelkontrollen (vergl. Abb. 24). Die Differenz beträgt 32,o ± 3,7 %. Dieser Wuchsstoffanstieg könnte wieder auf eine Abspaltung einer aktiven Komponente von einem inaktiven Komplex zurückgeführt werden. Der wirkliche Effekt ist vielleicht noch größer, da eine photooxydative Zerstörung eines Teils des aktivierten Wuchsstoffes nicht auszuschließen ist.

b) 3,5 Stunden Belichtung der Spitzen während der Wuchsstoffabgabe.

Eine photooxydative Wuchsstoffzerstörung konnte bei einer Variante des obigen Versuchs beobachtet werden. Die Wurzelspitzen wurden diesmal vom im Dunkeln stehenden Pflanzen abgeschnitten und nur während ihres 3,5-stündigen Verweilens auf dem Agarblöckchen mit UV- bzw. mit Blaulicht bestrahlt. (Abb. 25).

In beiden Versuchen war der Wuchsstoffgewinn aus den belichteten Wurzeln geringer als aus den unbelichteten. Im UV-Licht waren es 22,o ± 2,1 % und im Blaulicht 16,o ± 4,3 % weniger. Die Zerstörung des Wuchsstoffs hängt wohl vom Sauerstoffangebot ab, sodaß intakte Pflanzen davon weniger betroffen werden. Es ist allerdings auch an die Möglichkeit zu denken, daß durch die Belichtung der Wuchsstofftransport im Gewebe erschwert wird.

Bei diesen Versuchen fiel auf, daß fünf Tage alte Kontrollpflanzen weniger Wuchsstoff enthielten, als vier Tage alte. Die Differenz betrug 39 ± 5,6 % (vergl. Abb. 26). Der endogene Wuchsstoffgehalt nimmt anscheinend mit zunehmendem Alter ab (vergl. auch die Versuche FIEDLERS 1936 an isolierten Mais-

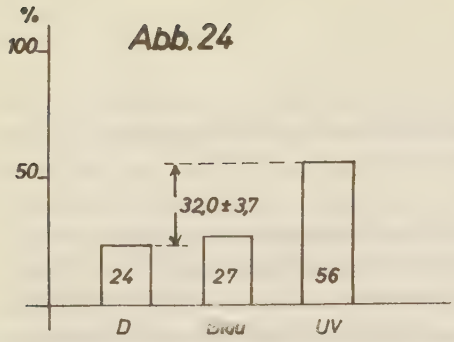


Abb. 24:

Steigerung der Wuchsstoffabgabe bei 2o-stündiger Vorbelichtung der Wurzeln im UV-Licht (UV) (23oo erg/cm^2.sec) bzw. mit Blaulicht (Blau) (83o erg/cm^2.sec) Säulenhöhe: Wuchsstoffeffekt im Avena-Zylindertest in Prozenten. Dunkelkontrollen-(D).

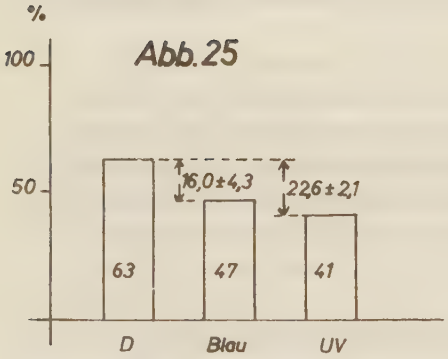


Abb. 25:

Wuchsstoffzerstörung bei 3 1/2-stündiger Belichtung der Proben auf dem Agar mit 23oo erg/cm^2.sec UV-Licht (UV) bzw. 83o erg/cm^2.sec Blaulicht (Blau). Säulenhöhe: Wuchsstoffeffekt im Avena-Zylindertest in Prozenten. Dunkelkontrollen-(D).

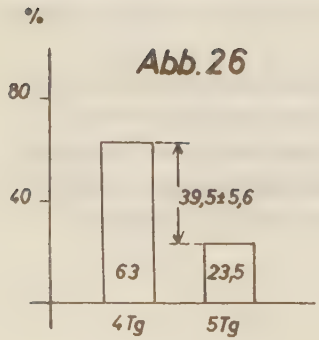


Abb. 26:

Wuchsstoffabgabe 4 und 5 Tage alter Wurzeln. Säulenhöhe: Wuchsstoffeffekt im Avena-Zylindertest nach 18 Std.

wurzeln.) Eine damit zusammenhängende photo- oder geotropische Reaktionsminderung wurde jedoch nicht beobachtet.

7. Chromatographische Analyse des Wurzelwuchsstoffes.

Da bei UV-Bestrahlung eine signifikante Änderung des Wuchsstoffspiegels festgestellt wurde und Wuchsstoff bei der positiven Krümmung der Wurzeln nach unseren bisherigen Erfahrungen beteiligt zu sein scheint, wurde schließlich dieser Wuchsstoff noch chromatographisch untersucht.

Der aus rund 12o Wurzelspitzen in Agar diffundierte Wuchsstoff wurde dreimal mit wasserfreiem Aceton aus den Agar extrahiert. Die Extrakte wurden vereinigt, im Luftstrom eingeengt und bei Zimmertemperatur chromatographiert (vergl. Kap.II). Das fertige Chromatogramm wurde in lo Querstreifen zerschnitten; diese wurden ebenso wie in unseren früheren Versuchen die Agarscheibchen mit je 2,5 ml Phosphatpuffer von pH 5,5 eluiert. Die Eluate wurden schließlich mit 7 mm langen Avena-Koleoptilzylindern getestet (Versuchsdauer 18 Stunden). Das Ergebnis ist in Abbildung 27 veranschaulicht. Die Säulen geben die Förderung gegenüber den Kontrollen (Eluat aus dem reinen Papier) in Prozenten an.

Die auf diese Weise gewonnenen Chromatogramme ließen nur einen fördernden Bereich erkennen, während man bei Extraktion der Wurzeln mit organischen Lösungsmitteln deren mehrere findet. Das Maximum der Förderung lag bei Rf o,4 - o,5, was dem Wert von unter gleichen Bedingungen chromatographierter IES entspricht. Eine Hemmung nahe der Front (Rf o,8 - 1,o) rührte von aus dem Papier stammenden Stoffen her, die sich dort ansammelten. Dieser Effekt konnte vermieden oder doch sehr niedrig gehalten werden, wenn gewaschenes Papier verwendet wurde.

Mit Hilfe einer IES-Wirkungskurve (Abb. 28) die an Avenakoleoptilzylindern unter den gleichen Versuchsbedingungen (mit

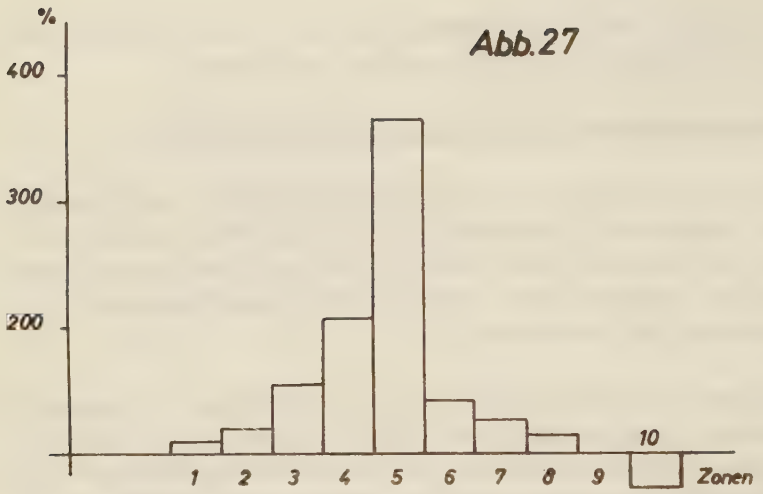


Abb. 27: Prüfung der Wuchsstoffverteilung im Chromatogramm des Wurzelsiffusates in Agar (Avena-Zylindertest).
Abszisse: Zonen des Chromatogramms
Ordinate: Zuwachs der Zylinder in Prozenten des Zuwachses der Kontrollen in H_2O.

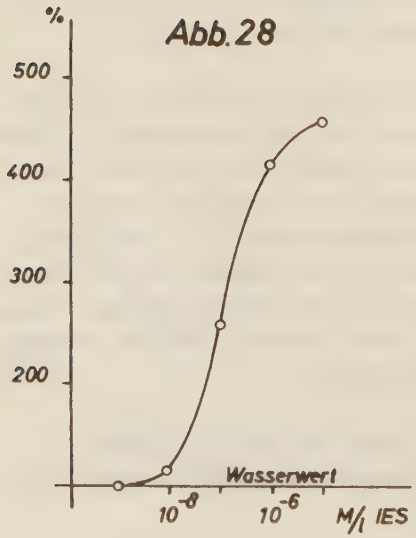


Abb. 28 :

Wirkungskurve der IES-Konzentration im Avena-Zylindertest.
Abszisse: IES-Konzentration
Ordinate: Wachstumsförderung in Prozenten der H_2O-Kontrolle.

gewaschenem Chromatographierpapier) gewonnen wurde, konnte die Wuchsstoffkonzentration in der Maximumzone des Wurzelchromatogramms annähernd errechnet werden. Sie lag in den Ansätzen bei etwa 10^{-7} M/l IES (entsprechend 0,04 γ in 2,5 ml Puffer).

Diese Konzentration müßte nun im Maiswurzeltest (vergl. Abb. 19a) das Wachstum um rund 20-30 % hemmen. Dies war auch tatsächlich der Fall, wenn der Agar direkt mit dem Puffer eluiert und das Eluat unmittelbar für den Test verwendet wurde. Auf Chromatogrammen, die in zwei Längsstreifen zerschnitten wurden, um mit Koleoptil- und Wurzelzylindern testen zu können, zeigte sich beim Maximum des Koleoptilzuwachses keine entsprechende Hemmung der Wurzelzylinder. Das Wurzelwachstum war dort sogar leicht gefördert; derselbe Effekt trat auch in anderen Laufmitteln (z.B. 70 % Äthanol) auf. Vermutlich wird der Wurzelzylindertest durch Stoffe aus dem Papier in irgendeiner Weise gestört.

Da die gewonnene Wuchsstoffmenge (0,04 γ) für einen chemischen Nachweis zu gering ist, konnte nur aus der Übereinstimmung der Rf-Werte geschlossen werden, daß der endogene Wuchsstoff wahrscheinlich mit IES identisch ist.

Es bleibt jedoch noch die Frage offen, in welcher Weise der Wuchsstoff am Mechanismus der phototropischen Wurzelkrümmung beteiligt ist. Die vorliegenden Ergebnisse lassen jedenfalls keine Analogie zu den Verhältnissen bei Sproßorganen erkennen.

VII. Diskussion

Entgegen der Anschauung von Du BUY und NUERNBERGK (1935) die den positiven Phototropismus bei Wurzeln auf methodische Fehler zurückführen, konnte in vorliegender Arbeit bestätigt werden, daß auch Wurzeln eine positive phototropische Reaktion zeigen können. Man ist vielleicht am Anfang versucht, die positive Krümmung im

UV-Licht auf eine allgemeine Zellschädigung zurückzuführen; da die in unseren Versuchen angewendete Wellenlänge jedoch relativ groß (λ = 360 mμ) ist (auch Sonnenlicht enthält diese Strahlung) und sehr viele Wurzeln überhaupt nicht davon beeinflußt werden oder negativ reagieren, dürfte diese Befürchtung nicht zutreffen. Überraschenderweise vermögen einige Wurzeln sowohl positiv wie auch negativ auf Lichtreize zu reagieren; doch beruhen diese beiden gegensinnigen Reaktionstypen auf zwei wohl ganz verschiedenen Mechanismen und nicht, wie einige Autoren vermuten, auf einer Intensitätsabhängigkeit.

Bei der positiven Krümmung im UV ist der Krümmungswinkel der Lichtmenge proportional, während die negative Krümmung im Blaulicht erst nach einer 6-8 stündigen Latenzzeit auftritt und schon bei sehr kleinen Lichtmengen einen Sättigungswert erreicht. Die Proportionalität von Lichtmenge und Krümmungswinkel bei der positiven Reaktion deutet auf eine photochemische Reaktion hin, die ausschließlich durch die Lichtmenge limitiert wird. Die lange Latenzzeit bis zum Auftreten der negativen Krümmung im Blaulicht läßt sich dagegen am ehesten dadurch erklären, daß hier die Reaktion zunächst durch irgendwelche endogene Faktoren begrenzt wird, die während der Belichtung erst entstehen.

Der Photoakzeptor kann bei der negativen Krümmung kaum der begrenzende Faktor sein, da gelbe Substanzen wie Karotinoide, die Vitamine der B_2- und K-Gruppe und Folsäure, die nach Galston als Photoakzeptoren in Frage kommen, in jeder Wurzel auftreten.

Für die positive Reaktion kommen als Photoakzeptoren nur Substanzen in Frage, die im UV (λ = 360 mμ) absorbieren. Da mehrere solche Stoffe jedoch auch in aphototropen oder stets negativen Wurzeln enthalten sind, ist ihre Beteiligung an der Auslösung der positiven Reaktion wenig wahrscheinlich. Eher sind die stark fluoreszierenden Zellwände der untersuchten positiv rea-

gierenden Wurzeln dafür verantwortlich. In Sinapis- und Helianthus-Wurzeln, die auch im UV negativ reagieren, konnte nur schwache Zellwandfluoreszenz festgestellt werden. Es wäre möglich, daß die positive Reaktion durch einen photodynamischen Effekt hervorgerufen wird, da das Krümmungsbild- bzw. der Krümmungsverlauf - der positiven Krümmung dem durch synthetische Farbstoffe im Blaulicht induzierten sehr ähnlich ist (vergl. ZIEGLER 1950/51). Von einer photodynamischen Reaktion würden vermutlich nicht nur Auxine inaktiviert werden, sondern auch Stoffwechselfermente. Auch an eine Beeinflussung von Zellkolloiden wäre zu denken. Die Versuche mit exogenen Farbstoffen lassen es ferner fraglich erscheinen, ob es nur einen, spezifischen Photoakzeptor gibt, oder ob nicht an der Lichtperzeption viele in der Zelle vorhandene Farbstoffe beteiligt sind. Rückschlüsse auf die Natur des endogenen Photoakzeptors werden sich erst ziehen lassen, wenn man mehr über den Zusammenhang zwischen Farbstoffkonstitution und Energieübertragung weiß.

Die Blaauwsche Beobachtung, daß negativ phototrope Wurzeln bei allseitiger Beleuchtung langsamer wachsen, stimmt mit unseren eigenen Erfahrungen überein. Doch die Blaauwsche Linsentheorie der Lichtverteilung kann für wenig durchsichtige Wurzeln wie die von Zea mays und Vicia faba kaum gelten. Selbst bei parallelem Licht konnte auf der dem Licht abgewandten Seite keine Brennlinie beobachtet werden, da das Licht an den luftgefüllten Interzellularen und den Zellen des Leitbündels zu stark gestreut bezw. absorbiert wird. Gegen diese Vorstellung spricht auch, daß mit Methylenblau angefärbte und dadurch sehr undurchsichtig gewordene Wurzeln im Rotlicht noch negative Krümmungen ausführen. Man muß daher wohl annehmen, daß es sich um eine Reaktion der lichtzugewandten Seite handelt. Dem scheint jedoch der negative Sinn der Lichtwachstumsreaktion zu widersprechen. Es ist deshalb zu vermuten, daß wie beim Phototropismus mancher oberirdischer Organe auch hier ein anderer Faktor den

Ausschlag gibt. Da die im sichtbaren Licht beobachteten Veränderungen der osmotischen Zustandsgrößen die Auslösung negativer Krümmungen nicht zu erklären vermögen, ist wohl nur an eine physiologische Querpolarisierung des Organs zu denken.

Man könnte etwa an eine elektrophoretische Querverlagerung von Wuchsstoff denken, die durch ein in der belichteten Wurzel entstandenes transversales elektrisches Feld verursacht wird. Um jedoch in diesem Fall die Entstehung einer negativen Krümmung erklären zu können, müßte man in der Wurzel eine überoptimale Wuchsstoffkonzentration voraussetzen. Da in allen bisher untersuchten Organen einseitige Belichtung die Lichtflanke negativ auflädt, würde das elektronegative Wuchsstoffmolekül oder -anion nach der Schattenseite wandern und hier nach Erreichen supraoptimaler Konzentrationen das Wachstum hemmen. Ist jedoch für das Wurzelwachstum Wuchsstoff entbehrlich, so könnte auch bei unteroptimaler, endogener Wuchsstoffkonzentration, dieses Prinzip akzeptiert werden.

Die leichte Förderung des Längenwachstums in 10^{-10} M/ℓIES-Lösung spricht dafür, daß in Maiswurzeln die Wuchsstoffkonzentration leicht unteroptimal ist. PILET (1950/51) und NAUNDORF (1940) finden dieselbe Situation bei jungen Lens- bzw. Helianthus-Wurzeln. PILET erklärt hiermit den positiven Phototropismus der jungen Wurzeln, unter Voraussetzung einseitiger Wuchsstoffinaktivierung und NAUNDORF bringt die negative Krümmung mit einer Wuchsstoffneubildung in der Lichtflanke in Zusammenhang. Bei einer beträchtlich unter-optimalen Wuchsstoffkonzentration wäre jedoch - nach der Went-Cholodnyschen Theorie des Geotropismus - eine geotrope Reaktion nicht möglich, die aber auch bei den oben erwähnten Wurzeln auftritt. Eine sehr niedrige Wuchsstoffkonzentration erscheint gerade bei jungen Wurzeln, die noch durch das Endosperm bzw. die Keimblätter mit Wuchsstoff versorgt werden, unwahrscheinlich. BOYSEN-JENSEN (1933) konnte aus jungen Wurzeln noch Wuchsstoff mit Agar ohne Glukosezusatz extrahieren.

Aus eigenen Versuchen und jenen von BOYSEN-JENSEN geht eindeutig hervor, daß in Maiswurzeln eine das Koleoptilwachstum fördernde Substanz gebildet wird; andererseits konnte FIEDLER in vom Korn abgeschnittenen Wurzeln schon nach kurzer Zeit keinen Wuchsstoff mehr nachweisen. Dennoch sprechen solche Wurzeln noch völlig normal auf geotrope und phototrope Reize an. Vergleicht man die Wuchsstoffmengen von vier und fünf Tage -alten Wurzeln, so nimmt auch bei intakten Wurzeln der Wuchsstoffgehalt mit dem Alter ab. Trotzdem läßt sich im Wurzelzylindertest bei verarmten Wurzeln durch Indolessigsäure keine größere Förderung erzielen als bei frischen Pflanzen. Es hat den Anschein, als würde der durch Glukoseagar extrahierbare, endogene Wuchsstoff nur während gewisser Entwicklungsstadien auftreten, und es bleibt zu untersuchen, ob Wuchsstoff bei den tropistischen Reaktionen der Wurzel überhaupt eine entscheidende Rolle spielt.

PILET und NAUNDORF gelang es, durch Zugabe von synthetischer IES eine Umorientierung der Krümmungsrichtung zu erreichen. Bei Maiswurzeln ließ sich jedoch dieser Effekt im Blau- und UV-Licht nicht bestätigen, woraus man schließen muß, daß der Sinn der Reaktionsrichtung hier nicht durch die Wuchsstoffkonzentration bestimmt wird. Für den negativen Phototropismus konnte auch keine Korelation zwischen Lichtwachstumsreaktion und Wuchsstoffkonzentration gefunden werden, die Unterschiede bei Belichtung während der Extraktion sind wohl Artefakte, verursacht durch Photooxydation des abgegebenen Wuchsstoffes. Eine möglicherweise eintretende Wuchsstoffquerverschiebung ließ sich mit den angewendeten Methoden nicht erfassen. Doch konnte gezeigt werden, daß aus mit UV vorbelichteten Pflanzen mehr Wuchsstoff extrahiert werden kann als aus den Dunkelkontrollen. Ob Wuchsstoff neu gebildet oder nur sein Abbau verhindert wurde, läßt sich nicht entscheiden. Die Beschleunigung der geotropischen Krümmung durch UV-Belichtung deutet - wenn bei der geotropen Reaktion Wuchsstoff eine Rolle spielt - ebenfalls auf einen Anstieg des Wuchsstoffspiegels hin. Es

wäre möglich, daß durch eine photodynamische Reaktion Wuchsstoff aus einem inaktiven Komplex abgespalten wird. Der Versuch bei dem die Wurzeln vor der UV-Belichtung mit IES inkubiert wurden spricht für diese Erklärung: Die vor der Beleuchtung gegebene IES könnte von der Wurzel zunächst noch im Dunkeln in den inaktiven Komplex umgewandelt werden; bei der nachfolgenden Belichtung wird diese Verbindung möglicherweise wieder gespalten und das so auf der Lichtseite entstandene reichlichere IES-Angebot müßte dann zu einer stärkeren Hemmung, d.h. zu einer Krümmung nach der Lichtseite führen.

Diese Ergebnisse lassen sich zwar grundsätzlich so interpretieren, doch mit derselben Wahrscheinlichkeit könnte auch eine allgemeine Änderung der Plasmaeigenschaften (z.B. Viscosität, Wasserpermeabilität) bei einseitiger Belichtung zu einer Krümmung führen; die Änderung des Wuchsstoffspiegels wäre dann nur eine Begleiterscheinung. Die nachgewiesene pH-Abhängigkeit von Wachstum und Krümmung lassen die Bedeutung des Plasmazustandes für den Tropismus deutlich erkennen.

Nach den vorliegenden Versuchen ist die alleinige Lichtempfindlichkeit der Wurzelspitze sehr fraglich, da beim positiven Phototropismus nach Dekapitation - wohl durch Ausschaltung der Gegenwirkung des Geotropismus - eine Krümmungssteigerung um etwa 100 % auftritt. Auch beim negativen Phototropismus erlischt die Krümmungsfähigkeit erst bei Dekapitation um 2 Millimeter, was aber offenbar mit der nun zu geringen Wachstumsgeschwindigkeit zusammenhängt. Aus den Dekapitationsversuchen kann man schließen, daß der Perzeptionsort das Meristem, möglicherweise aber die Streckungszone selbst ist, sodaß sich der Mechanismus des Phototropismus ohne die Annahme einer wuchsstoffabhängigen Reizleitung verstehen läßt.

Schließlich erhebt sich die Frage, ob der mit Glukoseagar aus Wurzeln extrahierbare Wuchsstoff mit IES identisch ist. Für eine Identität spricht der ermittelte Rf-Wert; leider versagt

eine Identifikation durch Sprühreagenzien, da die Stoffmenge für einen solchen Nachweis um 2 Zehnerpotenzen zu gering ist. Der im Koleoptilzylindertest ermittelten Förderung von 2oo-3oo % sollte eine etwa 2o-3o prozentige Hemmung in Maiswurzeltest entsprechen. Seltsamerweise tritt jedoch diese Hemmung nicht mehr auf, wenn der aufgefangene Wuchsstoff nicht direkt dem Agar entnommen, sondern noch chromatographiert wird.

Allem Anschein nach enthält die Wurzel jedoch tatsächlich Indolessigsäure. Keiner der ausgeführten Versuche läßt aber eine direkte Abhängigkeit der phototropischen Krümmung vom Wuchsstoffgehalt erkennen.

Überblickt man die vorliegenden Ergebnisse, so erscheint das Problem des Wurzelphototropismus sehr viel komplexer als man bisher angenommen hat, da die phototropischen Bewegungen sich nicht ausschließlich auf Wuchsstoffinaktivierung oder Querverschiebung zurückführen lassen. Viele Ergebnisse frührer Autoren konnten bestätigt werden, dagegen bedürfen die bisherigen Vorstellungen von der Rolle des Wuchsstoffes bei den tropistischen Bewegungen der Wurzel noch einer eingehenden Überprüfung, da sie fast stets von Analogieschlüssen aus dem Verhalten der Sproßorgane ausgehen.

Es ist durchaus möglich, daß der Phototropismus der Wurzeln, der ein viel selteneres Phänomen ist als der der Sprosse, durch einen ganz andersartigen Mechanismus gesteuert wird.

VIII. Zusammenfassung

1. Maiswurzeln reagieren je nach der angewandten Wellenlänge negativ oder positiv phototropisch. Im langwelligen UV-Licht (λ = 36o mμ) treten positive, bei allen größeren Wellenlängen negative Krümmungen auf.

2. Die positive Krümmung im UV-Licht ist der Lichtintensität proportional. Der Krümmungswinkel kann bis zu 90° ansteigen.

3. Die negative Reaktion ist beträchtlich schwächer. Sie erreicht schon bei verhältnismäßig niederen Lichtintensitäten ihren höchsten Wert: -15° bis -17°. Die Krümmungen werden erst nach einer 6-8 stündigen Belichtungsdauer sichtbar.

4. Das Längenwachstum von Maiswurzeln wird durch alle geprüften Wellenlängen gehemmt.

5. Dekapitation bis zu einem Millimeter beeinflußt die Wachstumsgeschwindigkeit weder im positiven noch im negativen Sinn. Stärkere Dekapitation führt zu einer Wachstumshemmung.

6. Die Wurzelspitze ist nicht der alleinige Lichtperzeptionsort. Dekapitierte Wurzeln bleiben noch bis zur Einstellung ihres Wachstums phototropisch reaktionsfähig. Im UV-Licht krümmen sich o,5 Millimeter weit dekapitierte Wurzeln doppelt so stark wie intakte Wurzeln.

7. Die Wasserpermeabilität der Maiswurzeln wird durch UV-Belichtung herabgesetzt; die Saugkraft bleibt dabei unverändert. Blaulicht erniedrigt allem Anschein nach die Saugkraft.

8. Allseitige UV-Belichtung horizontal gelegter Wurzeln verstärkt deren positiven Geotropismus.

9. Die Lichtabsorption methanolischer Maiswurzelgesamtextrakte steigt mit fallender Wellenlänge.

10. Aus dem Extrakt ließ sich ein gelber Farbstoff isolieren. Seine Absorptionsmaxima liegen in methanolischer Lösung bei 412, 435 und 465 mμ.

11. Mit Fluoreszenzfarbstoffen vorbehandelte Wurzeln werden im Blaulicht positiv phototropisch.

12. Durch Anfärben mit Methylenblau wird der negative Phototropismus im Rot- und Blaulicht verstärkt.

13. Mit synthetischen Wuchsstoffen (IES und NES) lassen sich im Maiswurzelzylindertest nur geringe Wachstumsförderungen erzielen. Die optimale Konzentration von IES liegt bei 10^{-10} bis 10^{-11} M, die von NES bei 10^{-9} M/ℓ.

14. Änderungen des pH-Wertes von 5 auf 4 ergeben weit größere Wachstumsförderungen als die geprüften Wuchsstoffe.

15. Durch Zufuhr von synthetischer IES läßt sich bei Maiswurzeln weder im Blau- noch im UV-Licht eine Inversion der phototropischen Krümmungsrichtung hervorrufen.

16. In intakten Wurzeln wird der Wuchsstoffgehalt durch UV-Belichtung erhöht. Im Blaulicht ändert sich der Wuchsstoffspiegel nicht. - Werden jedoch abgeschnittene Wurzelspitzen belichtet, so tritt im UV wie im Blaulicht eine Wuchsstoffminderung ein.

17. Die aus Wurzelspitzen in Glukoseagar diffundierende, das Wachstum von Avena-Koleoptilzylindern fördernde Substanz, enthält nur einen Wirkstoff. - Im Chromatogramm deckt sich der Rf-Wert dieser Substanz mit dem der Indolessigsäure.

18. Die aus 120 Wurzelspitzen extrahierte Wuchsstoffmenge entspricht etwa 0,04 γ Indolessigsäure.

IX. Literaturverzeichnis

ASOMANING, E.A. and A.W. GALSTON: Comparative study of phototropic response and pigment content in oat and barley. Plant Physiol. 36, 453-464 (1961).

BRAUNER, L.: Untersuchungen über die Photolyse des Heteroauxins. I. Z.Bot. 41, 291-341 (1953).

BRAUNER, L. und M. BRAUNER: Untersuchungen über die Photolyse des Heteroauxins. II. Z.Bot. 42, 83-124 (1954).

BLAAUW, A.H.: Licht und Wachstum. III. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool te Wageningen 15, 89-2o4 (1918).

BOYSEN-JENSEN, P.: Über den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. Planta 19, 345-35o (1933).

BRUMFIELD, R.T.: The Inhibition of Curvatures in Thimothy Roots by certain Chemicals. Amer.J.Bot. 42, 958-964 (1955).

BÜNNING, E.: Zur Physiologie des Wachstums und der Reizbewegungen der Wurzel. Planta 5, 635-659 (1928).

CANDOLLE, A.P.de: Physiologie végétale. Paris 1832; dtsch.Übers. von Röper 1835, Bd.II, 574.

CHOLODNY, N.: Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. Planta 6, 118-134 (1928).

CHOLODNY, N.: Einige Bemerkungen zum Problem der Tropismen. Planta 7, 461-481 (1929).

CHOLODNY, N.: Über die Bildung und Leitung des Wuchshormons bei Wurzeln. Planta 21, 517-53o (1934).

DARWIN, Ch.: The power of movements in plants. London 188o, 573.

DARWIN, Fr.: Über das Wachstum negativer heliotropischer Wurzeln im Licht und im Finstern. Arb.bot.Inst. Würzburg II, 521-528 (1882).

DU BUY, H.G. und E.L. NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. III. Ergeb.Biol. 12, 325-543 (1935).

DU HAMEL du MONCEAU, H.L.: La physique des arbres où il est traité de l'anatomie des plants et de l'économie végétale. Paris 1758. dtsch.Übers.von Oehlhafen v. Schoellenbach. Nürnberg Bd.II, 1765.

DURAND, P.B.: (Rapport par. H. Dutrochet). Recherches et fuite de la lumière par les racines. V. C.v.Acad.Sci.Paris 22, 32o. Ann. des Sci.natur. III. s.Bot. V, 65-74 (1846).

FELBER-PISK, I.: Über das Wachstum isolierter Wurzeln. Sitzgsber. Akad.Wiss.Wien. Math.Naturw.Kl.I, 14o, 67-82 (1931).

FIEDLER, H.: Entwicklungs- und Reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen. Z.Bot. 3o, 383-436 (1936).

GALSTON, A.W.: Phototropism of stems, roots and coleoptiles. Handbuch d.Pflanzenphysiologie (Ruhland) Bd. XVII/1, 492-529 (1958).

GALSTON, A.W.: Inactivation of enzymes by visible light in the presence of Riboflavin. Science 109, 485-486 (1949).

GORTER, C.J.: Wuchsstoffprobleme an Wurzeln. Utrecht: Diss. 1932.

GUILLEMAIN, C.M.: Production de la chlorophylle et direction des tiges sous l'influence des rayons ultraviolets calourtiques et lumieuse du spectre solaire. Ann.d.sc.nat.4.sér.T.VII, 154-172 (1858).

HAGER, A.: Zur Chromatographie der lipoidlöslichen Blattfarbstoffe. I. Die quantitative Trennung der Blattfarbstoffe mit Hilfe der Säulenchromatographie. Planta 48, 592-621 (1957).

HILLMAN, W.S. and A.W.GALSTON: The effect of external factors on auxin content. Handbuch d.Pflanzenphysiologie (Ruhland). Bd.XIV, 683-699 (1961).

HOFMEISTER, W.: Über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzenteilen. Ber.sächs.Ges. Wiss.Math.-physik.Kl.12, 175-213 (1860).

HUBERT, B. und G.L. FUNKE: The phototropism of terrestrial roots. Biologish Jaarboek 4 (Antwerpen) 286,315 (1937).

ILTIS, H.: Über den Einfluß von Licht und Dunkel auf das Längenwachstum der Adventivwurzeln bei Wasserpflanzen. Ber.dtsch.bot.Ges.21, 508-517 (1903).

KNY, L.: Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Bodenwurzeln. Jb.wiss.Bot. 38, 421-446 (1902).

KÖGEL, F., A.J. HAAGEN-SMIT und H. EIXLEBEN: Über den Einfluß der Auxine auf Wurzelwachstum und über die chemische Natur des Auxins der Graskoleoptile. Hoppe-Seyler Zeitschrift. Physiol.Chemie 228, 104-112 (1928).

KOHLBECKER, R.: Die Abhängigkeit des Längenwachstums und der phototropischen Krümmung von der Lichtqualität bei Keimwurzeln von Sinapis alba. Z.f.Bot., 45, 507-524 (1957).

LINSKENS, H.F.: Papierchromatographie in der Botanik. 2. Auflage, Springer (1959).

MOHR, H.: Wachstum und Phototropismus der Wurzel. Handbuch der Pflanzenphysiollgie (Ruhland). Bd. XVI, 509-511 (1961).

MÜLLER, H.: Über Heliotropismus. Flora 55, 64-70; 88-95 (1876).

NAUNDORF, F.G.: Untersuchungen über den Phototropismus der Keimwurzel von Helianthus an.. Planta 30, 639-663 (1940).

NUERNBERGK, E.L. und H.G. DU BUY: Über Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. Rec.Trav.bot. nèerl. 27, 417-520 (1930).

PILET, P.E.: Le phototropisme des racines du Lens culinaris Med. Bull. soc. vaudoise sci. nat. 65, 197-223 (1952).

PILET, P.E.: Physiologie des racines du Lens culinaris Med. et hormones de croissance. Phyton (Ann. vei. botanicae) 4, 247-262 (1953).

PORODKO, Th.M.: Über den Diageotropismus der Hauptwurzeln bei Maiskeimlingen. Ber.dtsch.bot.Ges. 42, 4o5-41° (1924).

PROBST, S.: Über den Einfluß einer Sproßbelichtung auf das Wurzelwachstum und denjenigen einer Wurzelbelichtung auf das Sproßwachstum. Planta 4, 651-7o9 (1927).

REINERT, I.: Über die Wirkung von Riboflavin und Carotin beim Phototropismus der Avena-Koleoptile. Z.Bot. 41, 1o3-122 (1953).

SACHS, J.: Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1865.

SACHS, J.: Lehrbuch der Botanik. 4. Auflage. Leipzig 1874.

SCHAEFER, R.: Heliotropismus der Wurzel. Diss. Charlottenburg 1911.

SEGELITZ, G.: Der Einfluß von Licht und Dunkelheit auf Wurzelbildung und Wurzelwachstum. Planta 28, 617-643 (1938).

SIMON, S.: Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jb.wiss.Bot. 4o, 1o3-143 (19o4).

SÖDING, H.: Vorkommen und Verteilung der Auxine in der Pflanze. Handbuch d. Pflanzenphysiologie (Ruhland), Bd. XIV, 583-6o8 (1961).

SÖDING, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart: G. Thieme 1952.

STEINKE, L.: Untersuchungen über den induzierten Phototropismus bei Keimwurzeln von Helianthus annuus. Planta 30, 757-779 (1940).

WALLNÖFER, P.: Untersuchungen über den photodynamischen Effekt von Acridinfarbstoffen an Escherichia coli und Bacillus subtilis. Diss. München 1961.

WENT, F.W.: Wuchsstoff und Wachstum. Rec.Trav.bot. nèerl. 25, 1-116 (1928).

WIESNER, J.: Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. Denkschrift d.k.Ak.d.Wiss.Wien. Math. Naturw.Kl. 39, 1879.

YOUNIS, A.F.: Experiments of the Growth and Geotropism of roots. J.ex.Bot. 5, 357-372 (1954).

ZIEGLER, H.: Inversion phototropischer Reaktionen. Planta 38, 474-498 (1950/51).

Herrn Professor Dr. Leo Brauner danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und für die Möglichkeit in seinem Institut arbeiten zu können und für sein ständiges Interesse am Fortgang der Arbeit.

Für die Anfertigung von Versuchsapparaturen danke ich der Werkstatt des Instituts.

L e b e n s l a u f

Am 19.7.1937 wurde ich, Hansjörg Schneider, als Sohn des Studienrates Hans Schneider und seiner Ehefrau Käthe Schneider, geb. Deschler, in Augsburg geboren. Von 1943-1948 besuchte ich die Volksschule in Siebenbrunn (Augsburg) und vorübergehend die Volksschule in Ebermergen (bei Donauwörth), von 1948-1957 die Oberrealschule in Augsburg. 1957 legte ich dort das Abitur ab und immatrikulierte mich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät in München. Seit Sommer 1960 arbeitete ich unter Anleitung von Herrn Professor Dr. L. Brauner an meiner Dissertation.